А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

11

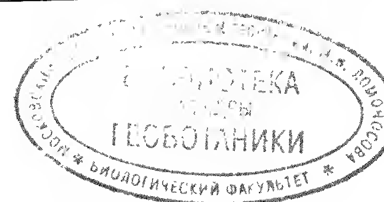
НОЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»



УДК 581.8 : 621.385.833

М. Ф. Данилова, А. Е. Васильев и Е. А. Мирославов

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ СОВРЕМЕННОЙ ГИСТОЛОГИИ РАСТЕНИЙ[1]

С 5 таблицами рисунков

(Получено 23 VI 1966)

M. F. DANILOVA, A. E. VASILIYEV AND E. A. MIROSLAVOV
SOME PROBLEMS OF THE MODERN PLANT HISTOLOGY

Анатомия растений заканчивает третье столетие своего существования. Это самая старая из биологических дисциплин микроскопического цикла. Начала анатомии растений были заложены ранними микроскопистами-биологами еще задолго до того, как была сформулирована клеточная теория. И сама клеточная теория — одно из крупнейших обобщений естествознания XIX в. — была во многом подготовлена предшествующим развитием исследований в области внутреннего строения растений. Вместе с тем именно клеточная теория поставила анатомию растений, особенно важнейшую ее часть — учение о тканях (гистологию) на вполне научную почву и дала новый стимул к исследованиям в этой области. В течение второй половины XIX, а также в начале нашего столетия анатомия растений развивалась интенсивно в различных направлениях. Широким фронтом развертывались исследования в области сравнительной анатомии, были заложены основы экологического направления, оформилась как самостоятельная область исследования физиологическая анатомия, разрабатывались вопросы анатомии больного растения. Однако, как почти любая другая научная дисциплина, анатомия растений переживала свои периоды подъема и упадка. В состоянии глубокой депрессии оказалась она, в частности, к середине нашего столетия, разделив судьбу ряда других ботанических дисциплин, зачисленных в разряд «описательных». Еще в 50-х годах некоторые ведущие фитоанатомы (см., например, Metcalfe, 1959) выражали серьезное беспокойство за судьбы своей науки. Отмечалось повсеместное ослабление интереса к этой области знания. Многим казалось, что анатомия растений уже исчерпала свои возможности. Внимание биологов, ботаников в частности, привлекали другие отрасли биологии, такие, как физиология, биохимия и генетика, делавшие действительно большие успехи. Создавалось парадоксальное положение, при котором развитие знаний о функциях растительного организма, отдельных его органов и тканей значительно опережало накопление сведений об их структуре. «Душа естествознания» — морфология — отодвигалась на задний план.

Такое положение могло, однако, носить лишь временный характер. Само поступательное движение господствующих дисциплин — физиологии, биохимии и генетики — привело к необходимости возрождения

[1] Доклад на сессии, посвященной 250-летию Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, в декабре 1965 г.

на новом уровне морфологических дисциплин и среди них — гистологии растений. Так, например, развитие новых, более точных и тонких методов в физиологии растений позволяло подойти к функциональной характеристике тканей, но для этого необходимо было комплексировать физиологические исследования с гистологическими. Недостаток знаний о структуре тканей тормозил развитие представлений и о функциональной их роли. Некоторые гипотезы о механизме того или иного процесса, казалось бы хорошо обоснованные экспериментально, при анализе их с позиций структуры не выдерживали критики. Морфология начинала «мстить» за пренебрежительное к себе отношение. Старая проблема — структура и функция — в ботанике вновь со всей определенностью стала на повестку дня, объединив дифференцированные отрасли науки, вызвав стремление к синтезу накопленных знаний и к комплексному решению основных вопросов жизнедеятельности растительного организма. И это неизбежно вело к возрождению науки о внутренней структуре растения.

Признаки возрождения, которые несомненно переживает в настоящее время эта наука, мы видим в огромном количестве публикаций по вопросам фитогистологии во всех ботанических журналах мира, в теоретической глубине и в высоком техническом уровне проводимых исследований, в их тесной увязке с физиолого-биохимическими работами.

Какие же условия подготовили современный период возрождения анатомии растений? Прежде всего, как мы уже отмечали, настоятельные требования биологической науки в целом — требования гармоничного развития всех ее дифференцированных отраслей, изучающих различные проявления жизни. «При изучении науки о жизни, — пишет один из выдающихся биологов современности Синнот, — необходимо помнить, что за всеми явлениями генетики, биохимии и физиологии стоит тот важный факт, что живая система представляет собой организм, что существуют внутренние взаимосвязи между его частями, которые проявляются при развитии. . . Наиболее очевидным проявлением этой организации являются форма организма и его строение». . . (Синнот, 1963 : 511). В связи с этим науке о развитии формы и структуры организма отводится центральное место в биологии.

Признание важности той или иной научной дисциплины в системе других наук — весьма существенный, но далеко не единственный фактор, обусловливающий ее прогресс. Необходимо, чтобы в самой науке были созданы реальные предпосылки для развития в соответствии с требованиями времени. Как обстоит в этом отношении дело с гистологией растений?

Ткани растения, как и всякого живого организма, представляют собой системы клеток, дифференцированных морфологически и специализированных функционально. Первая задача в изучении тканей — выявление направления и уровня их специализации. Эта задача связана с разработкой детальной цитологической характеристики тканей. И в этом отношении гистология самым непосредственным образом зависит от состояния знаний в области общей цитологии. Между тем, по всеобщему признанию, цитология за последние 10—15 лет пережила подлинную революцию. Возникла и невиданно быстрыми темпами развивается новая область исследования — изучение тонкой структуры клеточных органелл. Электронный микроскоп, который был приспособлен к изучению ультратонких срезов животных и растительных тканей примерно с середины 50-х годов, не только помог проникнуть в мир субмикроскопических структур клетки, но позволил перекинуть надежный мост между структурой и функцией клетки на субмикроскопическом уровне. Электронная микроскопия в сочетании с современными методами цитофизиологии и цитохимии позволяет выявлять структурную основу тех или иных биохимических процессов, а также изучать модификации клеточных органелл, лежащие в основе функциональных изменений. В результате развивавшиеся ранее параллельно отрасли цитологии — морфология клетки, цитофизиология и цитохимия — обнаруживают теперь тенденцию к слиянию, к объединению сил для разработки общих проблем.

Все это не могло не оказать стимулирующего влияния на гистологию растений. То, что наблюдается сейчас в этой области ботаники, может быть определено как ревизия существовавших ранее представлений о структуре тканей на основе электронномикроскопических исследований. При использовании данных электронной микроскопии характеристика тканей становится значительно богаче и полнее. Мы можем теперь судить не только о наличии или отсутствии тех или иных органелл в клетках изучаемой ткани, но и об их состоянии в разных тканях при различных физиологических условиях. Остановимся на некоторых примерах, показывающих то новое, что вносит применение электронного микроскопа в характеристику тканей.

Первичная покровная ткань — эпидермис — является, пожалуй, одной из сложнейших в структурном отношении. Эта ткань необычайно варьирует у различных групп растений и в разных экологических условиях, выполняя многообразные функции, среди которых одна из наиболее важных — функция газообмена. Считается, что основными каналами, по которым происходит диффузия газов, являются устьичные щели. Степень открытости устьичных щелей регулируется специальными движениями замыкающих клеток. Давно возник вопрос о механизме устьичных движений. В течение столетней его истории выполнено множество исследований экспериментального характера. Разработано несколько гипотез. Однако ни одна из них не может считаться окончательно доказанной (см. Kettelapper, 1963), и это в значительной степени объясняется недостатком сведений о структуре устьиц, особенно о субмикроскопической их структуре. Пределы разрешающей способности светового микроскопа не позволяют дать детальную характеристику состояния протоплазматических структур и клеточной оболочки, определяющих в совокупности работу устьичного механизма. В связи с этим как только электронный микроскоп был принят на вооружение анатомическими лабораториями, устьица сразу же оказались в поле зрения исследователей. Остановимся на некоторых результатах электронномикроскопического изучения устьиц злаков. Согласно исследованию Брауна и Джонсона (Brown a. Johnson, 1962) и данным, полученным в нашей лаборатории (Мирославов, 1966), замыкающие клетки богаты различными органеллами (табл. I). Сильно развит эндоплазматический ретикулум, имеется много митохондрий. Наличие в митохондриях развитой системы внутренних складчатых мембран (крист) позволяет предположить, что эти органеллы находятся здесь в активном физиологическом состоянии. Особо следует остановиться на структуре пластид. Присутствие зеленых пластид в замыкающих клетках устьиц послужило первым основанием для разработки фотосинтетической гипотезы устьичных движений. Однако электронный микроскоп показывает, что пластиды замыкающих клеток значительно отличаются от обычных хлоропластов, находящихся в клетках мезофилла листа. Ламеллярная система в пластидах замыкающих клеток развита очень слабо, граны сильно редуцированы: как правило, встречаются лишь отдельные двойные мембраны. Такая структура пластид дает основание предположить, что если фотосинтез и имеет место в замыкающих клетках устьиц, то интенсивность его невысока. Это предположение, сделанное на основании морфологического изучения хлоропластов, находит подтверждение в данных, поставляемых физиологами. Так, прямые определения фотосинтеза (Shaw a. MacLachlan, 1954) показывают, что в силу малой интенсивности фотосинтез самих замыкающих клеток не может иметь значения ведущего фактора в механизме устьичных движений. Таким образом, возникает необходимость внесения корректив в наиболее популярную до сих пор фотосинтетическую гипотезу устьичных движений (по крайней мере в ее классическую формулировку).

Не менее интересные детали открывает электронный микроскоп в структуре оболочек замыкающих клеток устьиц. Как оказалось, клеточная стенка, разделяющая расширенные концы замыкающих клеток устьиц злаков, не сплошная, а имеет перфорации, где осуществляется непосред-

ственный контакт цитоплазматического содержимого обеих клеток. Собственно, слово «контакт» здесь, пожалуй, даже не совсем точно выражает суть дела. Цитоплазматические структуры в местах перфораций являются общими для обеих клеток. На многих срезах были обнаружены общие для той и другой клетки пластиды, митохондрии и вакуоли (табл. II, *1*).

Весьма содержательные картины могут быть продемонстрированы также и на электронограммах срезов сопровождающих клеток. Здесь мы находим крупные лейкопласты с большим количеством осмиофильных глобул, много митохондрий, диктиосом. Диктиосом на срезах сопровождающих клеток встречается значительно больше, чем на срезах замыкающих клеток, а тем более на срезах соседних клеток эпидермиса. Эндоплазматический ретикулум в сопровождающих клетках представлен более или менее длинными профилями, особенно в пристенных слоях цитоплазмы.

Основные черты структуры протопласта замыкающих клеток устьиц, насколько можно судить по имеющимся, правда, еще недостаточно обширным сведениям, повторяются у разных растений. Однако наблюдаются и весьма существенные вариации, в частности в строении пластид. Так, в пластидах замыкающих клеток устьиц *Vicia faba* обнаружены своеобразные структуры, которые не отмечены для устьиц злаков и вообще не свойственны хлоропластам листа. Эти структуры располагаются непосредственно под пластидной оболочкой (табл. II, *2*) и состоят из трубчатых мембран. Трубочки с одной стороны присоединяются к оболочке пластиды, с другой — к ламелле, расположенной под оболочкой. Довольно часто напротив этих структур в цитоплазме располагаются митохондрии.

Иное по морфологическим признакам образование обнаружено в хлоропластах замыкающих клеток устьиц *Kallanchoe* (табл. III).

Каждый хлоропласт обычно несет два крупных крахмальных зерна и на многих срезах под оболочкой пластиды выступают своеобразно исчерченные тела. Следует сказать, что на современном этапе изучения субмикроскопической структуры клетки, особенно растительной, идентификация структур, естественно, несколько отстает от их морфологического изучения. Имеется еще много так называемых «неидентифицированных тел», расшифровка природы и функции которых — дело дальнейших исследований. К таким «неидентифицированным телам» мы вынуждены пока отнести и структуры, найденные в пластидах замыкающих клеток *Vicia* и *Kallanchoe*.

Мы еще не можем ничего сказать по поводу того, как именно отражается на функционировании замыкающих клеток устьиц специфика строения их хлоропластов у разных видов растений, но можно надеяться, что обнаружение новых структур послужит стимулом к дальнейшим исследованиям в этой области.

Проведенные исследования субмикроскопического строения устьиц, несмотря на их незавершенность, позволяют дать уже более детальную и глубокую характеристику устьичного аппарата в целом как единой системы, в которой отдельные члены, с одной стороны, морфологически и функционально дифференцированы, а с другой, хорошо подогнаны один к другому для выполнения общей функции. Уже и в таком, еще незаконченном виде новые данные о структуре устьиц позволяют поставить вопрос о необходимости внесения корректив в распространенные представления о механизме устьичных движений. Вместе с тем эти данные побуждают к новому более детальному и всестороннему изучению структур, казавшихся до сих пор полностью изученными. Так, например, возникает вопрос о генезисе своеобразной структуры клеточной стенки, разделяющей замыкающие клетки устьица у злаков. Заслуживает внимания изучение природы и функционального значения новых структур, обнаруженных в пластидах устьичных клеток. Разработка этих вопросов представляет интерес не только для понимания механизма устьичных движений, но и для выяснения более общих закономерностей развития и функционирования клеточных структур.

Второй пример, на котором мы хотим остановиться, — электронно-микроскопические исследования выделительных тканей и прежде всего смоляных ходов хвойных. Смоляные ходы образованы весьма специализированной тканью, деятельность которой направлена исключительно на синтез полимерных веществ — терпенов и смоляных кислот, выделяющихся при поранении в виде смолистого секрета. Теоретически большой интерес представляет вопрос, к каким структурным компонентам цитоплазмы приурочен синтез и выделение смолистых веществ. Отсюда первая задача электронномикроскопических исследований выяснить, какие клеточные органеллы и в каком сочетании встречаются в клетках эпителия смоляных ходов. Получение этих данных безусловно должно помочь в разработке представлений о механизме смоловыделения. На ультрамикроскопическом уровне изучены пока смоляные ходы коры и хвои сосны и ели (Wooding a. Northcote, 1965; Васильев, 1966). Наиболее характерной чертой субмикроскопической структуры эпителия смоляных ходов, отличающей их от окружающих тканей, является своеобразный комплекс пластид и эндоплазматического ретикулума. Пластид в эпителии очень много, но они имеют весьма слабо развитую внутреннюю мембранную систему, содержат небольшое количество мелких крахмальных зерен. Наружная мембрана каждой из пластид окружена сплошным футляром из эндоплазматического ретикулума (табл. IV). Этот своеобразный комплекс пластид и эндоплазматического ретикулума особенно бросается в глаза, когда мы сравниваем клетки эпителия с клетками окружающей паренхимы, где подобные сочетания структурных элементов отсутствуют. Особенно важно подчеркнуть, что такая тесная связь эндоплазматического ретикулума и пластид наблюдается только в функционирующем эпителии, в покоящихся клетках хвои и коры (зимой) такого явления не наблюдалось (табл. V, *1*).

И еще одна важная особенность вскрыта с помощью электронного микроскопа. После фиксации глютаральдегидом внутри пластид выявляются мелкие пузырьки; их можно видеть также внутри футляра, образуемого вокруг пластид эндоплазматическим ретикулумом, и непосредственно за наружной мембраной цитоплазмы — плазмалеммой, т. е. уже вне протопласта. В этом последнем положении пузырьки обнаруживают миелиновый узор, что указывает на их липидную природу. Такого типа структуры никогда не были обнаружены в клетках других тканей. Их своеобразная локализация создает впечатление движения этих пузырьков от пластид по эндоплазматическому ретикулуму к оболочке, а затем к смоляному каналу. Электронный микроскоп, таким образом, дает возможность как бы «подсмотреть» процесс рождения секрета и выделения его в секреторные каналы. Путь смолы и ее предшественников в смоляных ходах хвойных идет, как можно полагать на основании этих картин, от пластиды через эндоплазматический ретикулум (образующий здесь своеобразные «обвертки» вокруг пластид) к оболочке эпителия, а затем в канал смоляного хода. Для окончательного утверждения этой схемы, разумеется, одного морфологического изучения, хотя бы и с помощью электронного микроскопа, недостаточно. Однако современные гистохимические методы в ряде случаев позволяют непосредственно «привязать» те или иные биохимические процессы к соответствующей структуре. В настоящее время в электронной микроскопии приобретает большое значение метод авторадиографии. Этим методом исследователи (в частности, Wooding a. Northcote, 1965) и пытаются подтвердить достоверность схемы смоловыделения, разработанной на основании морфологических данных — элетронномикроскопических картин.

Большое своеобразие вскрывает электронномикроскопическое изучение ультратонких срезов нектарников (железок) на листьях тополя (Васильев, 1966), подобно смоляным ходам хвойных, выделяющих смолистый секрет. Выделительные клетки этих нектарников по субмикроскопической структуре в целом совершенно непохожи на растительные клетки и несут признаки, характерные для некоторых высокоспециализирован-

ных клеток животных, например клеток печени, поджелудочной и слюнных желёз, т. е. клеток, характеризующихся энергичным синтезом и транспортом веществ. Главные из этих признаков следующие: отсутствие типичной вакуолизации, очень сильное развитие эндоплазматического ретикулума и очень слабое — пластидома (табл. V, *2*). Эндоплазматический ретикулум, обычно слабо развитый в растительных клетках, заполняет почти весь объем цитоплазмы клеток нектарников и определяет их ультрамикроскопический облик. Он представлен характерной для секреторных клеток животных эргастоплазмой и состоит из большого числа длинных параллельных профилей, анастомозирующих между собой. Мембраны эндоплазматического ретикулума (так называемые α-цитомембраны) гранулярные, т. е. несут большое количество прикрепленных рибосом. Довольно часто в области эргастоплазмы можно наблюдать субмикроскопические пузырьки, сходные с пузырьками Гольджи по размеру, но с более электронноплотным содержимым.[1] В секреторных клетках животных эти пузырьки получили название Х-телец эндоплазматического ретикулума. Диктиосомы нектарников тополя, в отличие от клеток смоляных ходов, несут признаки высокой активности, в клетках их довольно много, с ними связано большое число пузырьков различного размера. Так как гиалоплазма, окружающая эти пузырьки, содержит мало рибосом, то в целом вокруг каждой диктиосомы образуется более светлая зона, очень сходная с зоной Гольджи секреторных клеток животных. По периферии этой зоны можно наблюдать многочисленные мелкие, в основном субмикроскопического размера электронно прозрачные вакуоли, возникающие, как показывает их расположение, вероятно, в результате слияния пузырьков Гольджи. Лейкопласты немногочисленны, не несут признаков активности и очень напоминают лейкопласты покоящихся клеток смоляных ходов хвойных.

Следовательно, как показывает электронномикроскопическое исследование, в экстрафлоральных нектарниках тополя, в отличие от смоляных ходов хвойных, в секреции принимают основное участие не пластиды в комплексе с эндоплазматическим ретикулумом, а комплекс эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи (диктиосом). Поразительное сходство субмикроскопической структуры протопластов клеток нектарников и секреторных клеток печени, поджелудочной железы и слюнных желез позволяет провести далеко идущую аналогию в отношении биогенеза секрета в клетках растительных и животных тканей. Для секреторных клеток животных пути биогенеза секрета изучены довольно хорошо, с применением многочисленных методов, в том числе и метода электронномикроскопической авторадиографии (см. Helander, 1965). По аналогии с животной клеткой путь биогенеза смолистых выделений желез тополя предположительно можно представить следующим образом: рибосомы → эндоплазматический ретикулум → Х-тельца эндоплазматического ретикулума → цистерны диктиосом → пузырьки Гольджи → электронно прозрачные вакуоли Гольджи (секреторные гранулы) → клеточная оболочка → наружная среда.

Следует остановиться еще на одной особенности клеток эпителия смоляных ходов хвойных. По современным представлениям, состоящий из диктиосом аппарат Гольджи, всеобщее распространение которого в растительных клетках не вызывает больше сомнений, выполняет главным образом выделительную функцию (Sievers, 1965). Подтверждением этому служит, в частности, высокая активность диктиосом, например в растущих клетках с интенсивным синтезом клеточных оболочек. Как показали многочисленные исследования, матрикс клеточной оболочки, являющийся, в сущности, полисахаридным секретом растительной клетки, вырабатывается в результате деятельности аппарата Гольджи. Аппарат Гольджи принимает основное участие и в секреции другого полисахарида — ловчей слизи в железах насекомоядных растений (Schnepf, 1965). Активен он и в клетках желез тополя, вырабатывающих смолистый секрет. В то же время в клетках эпителия смоляных ходов, как мы указывали выше, диктиосомы довольно редки и не обнаруживают признаков активности; в секретирующих и покоящихся клетках они встречаются в одинаковом числе. Отсюда можно предположить, что выделительная функция клетки не всегда приурочена к диктиосомам, и это, по-видимому, связано с характером самого секрета. Этот небольшой пример показывает, как тесно переплетаются иногда задачи общей цитологии и гистологии и насколько важно для цитологии изучение структуры клеток непосредственно в тканях, различным образом специализированных.

[1] К сожалению, структуру содержимого пузырьков детально проследить не удалось из-за низкой разрешающей способности электронного микроскопа (настольный микроскоп II класса Tesla-BS242).

В приведенных примерах специализация тканей накладывает свой отпечаток прежде всего на структуру протопласта и составляющих его компонентов. В отношении состава органелл устьичные клетки не обнаруживают особой специфики. Как было показано, замыкающие клетки содержат все известные органеллы. Однако некоторые из них, в частности пластиды, приобретают здесь специфическое строение, соответствующее, по-видимому, их особому функциональному состоянию. В клетках эпителия смоляных ходов мы встречались со структурным комплексом пластида—эндоплазматический ретикулум, а в железистой ткани нектарников тополя — с комплексом аппарат Гольджи—эндоплазматический ретикулум.

Чем более специализирована ткань, тем больше мы находим изменений в структуре протопласта по сравнению с его состоянием в меристематических клетках. Однако в зависимости от направления специализации ткани эти изменения, как было показано на примерах, носят различный характер. Каждая ткань, насколько можно судить по имеющимся, еще весьма далеким от полноты, данным электронномикроскопических исследований, характеризуется, по-видимому, свойственными только ей чертами структуры протопласта. Выявление специфических особенностей в изменении цитоплазменных структур в связи со специализацией тканей составляет одну из главных задач цитологического изучения последних. Это, в сущности, еще совершенно не разработанная область гистологии, переживающая сейчас «период первоначального накопления капитала». Электронномикроскопические исследования ведутся пока на довольно небольшом числе произвольно выбираемых объектов, что ограничивает возможности экстраполяций; много внимания уделяется идентификации структур, выявляемых на различных объектах при разной технике предварительной обработки материала; сопоставляются результаты, полученные различными исследователями; обсуждается терминология; непрерывно совершенствуется и разнообразится техника исследований. Исключительно быстрое накопление фактического материала, почти полный охват исследованиями всех тканей во всех органах растения позволяют надеяться на скорое завершение предварительного этапа изучения субмикроскопической структуры тканей и на расширение круга проблем; рассмотрение структуры тканей в их динамике в связи с динамикой функций; изучение изменений тканевых структур в связи с возрастными особенностями растения, а также в связи с сезонной ритмикой их развития; разработка цитологических основ приспособления и устойчивости растений к различным факторам внешней среды — это далеко не полный перечень вопросов, которые встают перед исследователями, занятыми изучением тканевых структур на субмикроскопическом уровне.

Специализация растительных тканей осуществляется не только за счет определенной направленности в дифференциации цитоплазматических структур, но также и за счет различных видоизменений оболочки. В ряде случаев именно структура оболочки определяет функциональную специализацию ткани. Поскольку знание структуры оболочки и ее физико-химических свойств имеет большое практическое значение (в частности, для таких важных отраслей хозяйства, как древесиноведение и деревообрабатывающая промышленность), изучению оболочки всегда придавалось

большое значение. В настоящее время исследования продолжаются методами электронной микроскопии и биохимии. Результаты, позволяющие сделать некоторые обобщения, относятся главным образом к субмикроскопической структуре оболочки, что же касается проблем образования и роста оболочки и биогенеза ее компонентов, то они еще весьма далеки от разрешения. Совсем еще мало разработаны представления о генезисе таких образований, как стенки сосудов и трахеид с их сложной системой утолщений и пор, интенсивно изучаются в настоящее время оболочки проводящих элементов флоэмы с характерными для них ситовидными пластинками.

Изучение физико-химических свойств и структуры клеточной оболочки в различных тканях представляет большой интерес в связи с обсуждением таких кардинальных проблем, как проницаемость клетки и ткани и транспорт веществ от клетки к клетке. В физиологических исследованиях, посвященных этим проблемам, дифференциации тканей в отношении клеточных оболочек не всегда уделяется должное внимание. Обычно считается, что целлюлоза и лигнин — основные структурные компоненты оболочки — не оказывают никакого влияния на поступление и транспорт веществ, и оболочка в целом является абсолютно проницаемой, составляя «свободное пространство» для движения воды и растворенных веществ. При этом термин «свободное пространство» очень часто понимается буквально, а именно в том смысле, что растворенные вещества движутся в нем, не встречая структурных препятствий, почти с такой же скоростью (или даже быстрее благодаря транспирации), с которой происходит свободная диффузия веществ в воде (см., например, Brouwer, 1965). В связи с этим обсуждение проблемы клеточной проницаемости исследователи начинают непосредственно с плазмалеммы, игнорируя клеточную оболочку.

Такой подход к проблеме клеточной проницаемости является односторонним, так как не учитывается структура клеточной оболочки — основного компонента «свободного пространства». Между тем, хотя клеточная оболочка и не является избирательно проницаемой осмотической мембраной и в ней происходит свободная диффузия, тем не менее структурные особенности оболочки, особенности ее молекулярной организации вызывают значительное замедление темпа диффузии веществ. Это находит свое выражение в том, что коэффициент диффузии веществ в оболочке значительно ниже, чем в воде. Что же касается передвижения макромолекул через оболочку, то отдельные ее области (главным образом микрофибриллы целлюлозы) оказываются совершенно непроницаемыми для них. Следовательно, клеточную оболочку надо рассматривать как один из барьеров для передвижения веществ от клетки к клетке; существование этого барьера обусловлено субмикроскопической организацией и химическим составом оболочки. Перечисленные здесь основные характеристики оболочки неодинаковы у тканей разных типов, чем и объясняется различие в темпе диффузии, а значит и в проницаемости, и в скорости транспорта веществ в этих тканях. С этим обстоятельством давно уже столкнулись исследователи, изучающие передвижение растворов по тканям корня. Эндодерма — однослойная ткань, занимающая пограничное положение между корой и центральным цилиндром, многими физиологами рассматривается как барьер на пути свободной диффузии веществ (см. Данилова и Дертева, 1964; Дертева, 1965). Именно благодаря особому строению и химическому составу клеточных оболочек эндодерма, как показывают многие экспериментальные данные, играет активную роль в избирательном транспорте веществ. Однако, несмотря на пристальное внимание к эндодерме, многие вопросы, касающиеся структуры, химизма и генезиса клеточных оболочек составляющих ее клеток, еще нельзя считать решенными. Дальнейшее исследование субмикроскопической организации, а также химического состава и генезиса клеточной оболочки различных типов тканей — одно из важнейших направлений исследовательских работ в гистологии растений.



Таблица I

Фрагмент поперечного среза расширенной части замыкающих клеток устьица листа *Secale cereale* L.

Условные обозначения ко всем таблицам: *ко* — клеточная оболочка; *пр* — перфорация; *в* — вакуоля; *т* — тонопласт; *я* — ядро; *м* — митохондрия; *д* — диктиосома; *сг* — секреторная гранула; *п* — пластида; *л* — ламеллы пластиды; *оп* — оболочка пластиды; *ог* — осмиофильные глобулы; *к* — крахмальное зерно; *тс* — трубчатая структура в пластиде; *э* — эндоплазматический ретикулум; *эр* — эргастоплазма.

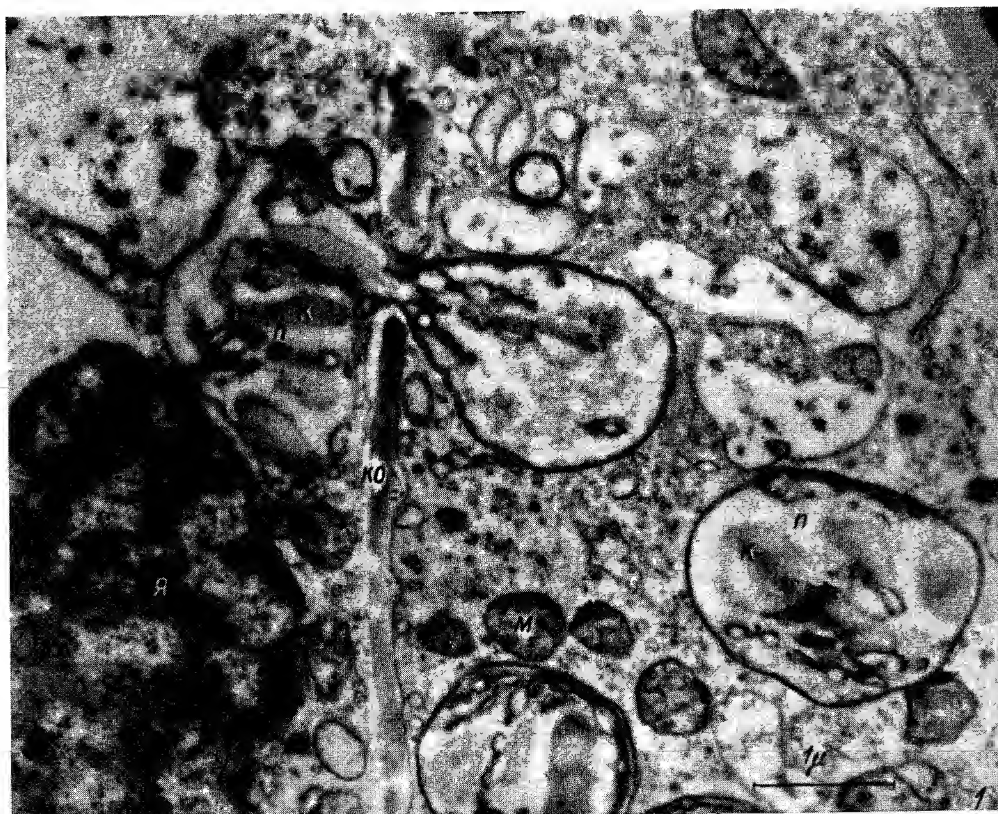
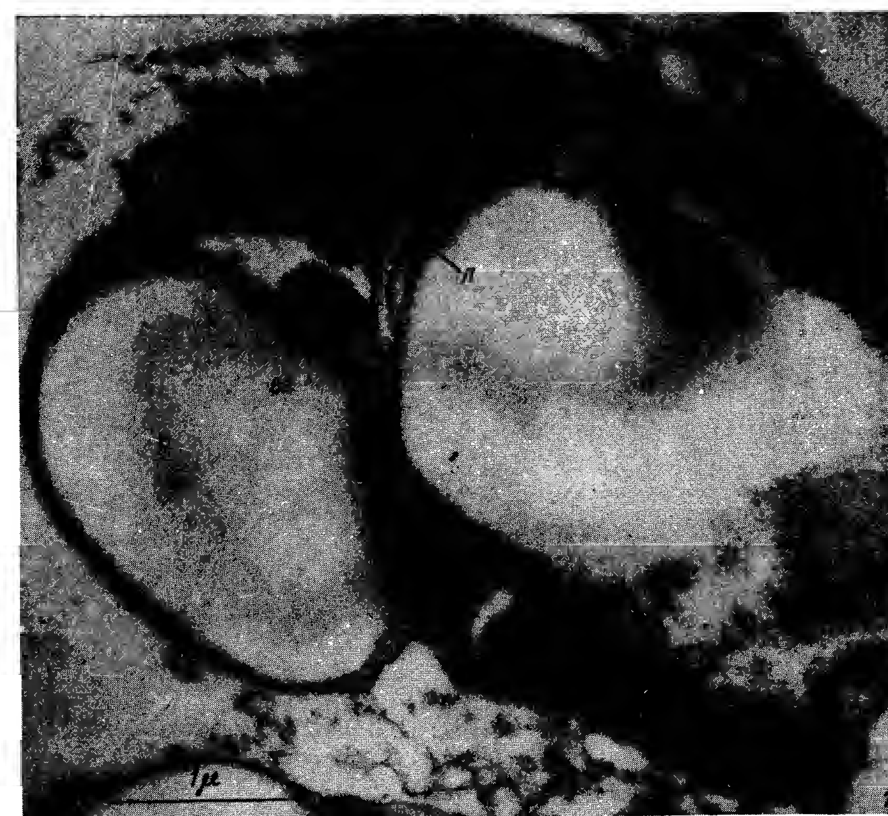




Таблица II

1 — фрагмент поперечного среза расширенной части замыкающих клеток устьица листа *Triticum durum* Desf.; *2* — пластида замыкающей клетки устьица листа *Vicia faba* L.; *а* — трубчатая структура.



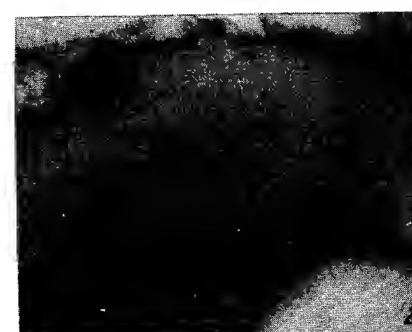




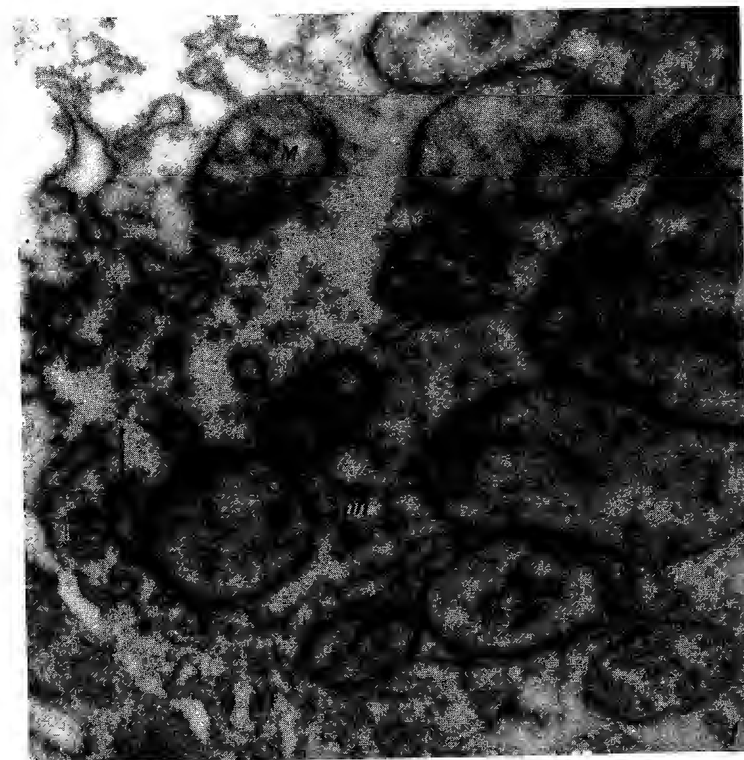
Таблица III

1 — часть пластиды замыкающей клетки устьица листа *Kalanchoe*. *Двойными стрелками* показаны неидентифицированные тела; *2*, *3* — фрагменты пластиды замыкающей клетки при большом увеличении.



Т а б л и ц а IV

Участок эпителиальной клетки смоляного хода развивающейся хвои *Pinus sibirica*. *Стрелками* обозначены элементы эндоплазматического ретикулума, образующие обкладку вокруг пластид.





Т а б л и ц а V

1 — участок эпителиальной клетки смоляного хода *Picea excelsa* в период зимнего покоя. Эндоплазматический ретикулум в виде разрозненных пузырьков; *2* — фрагменты двух секреторных клеток нектарников на листьях *Populus suaveolens*.

Изучение структуры оболочки неотделимо от таких связанных с ней образований, как плазмодесмы, поры и перфорации, играющие весьма значительную роль во взаимодействии между клетками и тканями. Старые проблемы, связанные со структурой и генезисом пор и перфораций, подвергаются сейчас новому подробному изучению на основе данных электронной микроскопии. Наличие плазмодесм — тончайших цитоплазменных тяжей, связывающих воедино протопласты отдельных клеток, — черта, присущая только растительным тканям. В связи с этим немаловажное значение имеет вопрос, сливаются ли плазмодесмы соседних клеток или они заканчиваются слепо в оболочках. В последнее время была сделана попытка освещения этого вопроса с точки зрения генезиса плазмодесм. С помощью электронного микроскопа удалось показать, что образование плазмодесм связано с формированием клеточной пластинки при делении клеток (см. Northcote, 1963). На ранней телофазе в экваториальной плоскости деления начинают концентрироваться первоначально субмикроскопические (около 200 Å) пузырьки, окруженные мембранами. Эти пузырьки сливаются латерально, увеличиваются в размерах и становятся видимыми в световой микроскоп. В результате дальнейшего латерального слияния они образуют клеточную пластинку, при этом, как предполагается, окружающая пузырьки мембрана идет на построение плазмалеммы. Между сливающимися пузырьками сохраняются промежутки — будущие плазмодесмы. Здесь протопласты соседних клеток остаются неразделенными, а плазмалемма, образующаяся из мембран пузырьков, выстилает каналы плазмодесм. Некоторые плазмодесмы в дальнейшем блокируются последующими отложениями клеточной оболочки, в то время как другие сохраняются, пересекая оболочки в областях так называемых первичных поровых полей. Нельзя сказать, чтобы проблема структуры, функции и генезиса плазмодесм была окончательно решена. Представления по этим вопросам еще нуждаются в уточнении, в частности не установлено, являются ли непрерывными мембраны эндоплазматического ретикулума в каналах плазмодесм (см. López-Sáez и др., 1966). Все же надо признать, что морфологическое изучение плазмодесм в последнее время сильно продвинулось, чего нельзя сказать об эктодесмах. Пример с эктодесмами может как раз послужить иллюстрацией того ненормального, на наш взгляд, положения, когда в связи со значительно более широким развитием исследований в области физиологии усиленно изучается образование, еще не вполне определенное морфологически. Функциональному значению структур, называемых эктодесмами, посвящена большая литература (см. Сухоруков и Плотникова, 1965). Им приписываются функции выделения и поглощения веществ, проведения возбуждения и ряд других, обеспечивающих различного рода связи внутренних тканей с наружной средой. А между тем структурная основа всех этих функций пока еще совершенно неясна, и природа эктодесм не установлена (см. Franke, 1964). Ничем не может быть в таких случаях оправдано отставание в морфологическом изучении структуры. Необходимость рационального сочетания «описательных» и экспериментальных методов — совершенно очевидное требование при изучении тканей.

Структура оболочек, характерная для клеток той или иной ткани, складывается в процессе дифференциации ткани из меристематических инициалов, причем изменения в клеточной оболочке сопровождаются обычно определенными изменениями протопласта. Выявление закономерностей дифференциации растительных тканей с учетом взаимоотношений протопластов и оболочек слагающих их клеток — одно из наиболее перспективных направлений в современной гистологии растений. Образцы такого именно подхода к проблеме дифференциации мы находим в многочисленных работах, посвященных проводящим тканям, в частности флоэме (см. Esau a. Cheadle, 1965). Данные, касающиеся дифференциации элементов флоэмы, полученные разными исследователями на различных объектах и при различной методике обработки материала для электронномикроскопического изучения, расходятся в деталях, но сходятся в общих чертах.

Так, установлено, что образование перфораций в ситовидных пластинках совпадает во времени с окончательной дифференциацией протопласта ситовидных трубок, переходящего в своеобразное, свойственное только этим клеткам состояние. В ходе дифференциации в ситовидных элементах флоэмы ядро и тонопласт разрушаются, мембраны эндоплазматического ретикулума разбухают и затем распадаются, образуя большей частью отдельные пузырьки. В митохондриях внутренние мембраны тоже постепенно исчезают. Разрушаются диктиосомы. Слизистые тела, занимающие значительное место в цитоплазме ситовидных клеток, разбухают и распространяются по всей полости клетки. С потерей тонопласта уже не приходится говорить о вакуолях, клеточный сок перемешивается с остатками цитоплазмы, и эта смесь (миктоплазма) выполняет полость ситовидной трубки.

Следует отметить, что чем больше накапливается сведений о тончайших деталях структуры таких важных в функциональном отношении образований, как ситовидные трубки, тем осторожнее становятся исследователи в своих выводах относительно способа их функционирования. Подводя итог своим скрупулезным исследованиям, анатомы указывают большей частью на их незавершенность, на необходимость дальнейших объективных исследований структуры, исследований, свободных от предвзятых идей весьма противоречивых гипотез о механизме передвижения веществ по флоэме. Только самые полные сведения о структуре протопласта и оболочек проводящих элементов могут быть положены в основу таких гипотез, подлежащих серьезной экспериментальной проверке.

Нет возможности хотя бы кратко осветить бесконечно большой круг вопросов, разрабатываемых сейчас в гистологии растений. Мы выбрали только некоторые, наиболее близкие нашей лаборатории. В заключение остановимся очень коротко еще раз на оценке тех новых подходов к изучению тканей, которые характеризуют современный период исследований в этой области.

Прежде всего об электронной микроскопии. Электронный микроскоп за короткий срок настолько прочно вошел в быт анатомических лабораторий, что без него уже трудно представить себе современное гистологическое исследование. Это легко понять. Такого прибора давно ждали. Ведь многие компоненты клетки, которые теперь «разбирают по косточкам», используя электронный микроскоп, уже «угадывались» или были открыты с помощью светового микроскопа. И теперь, когда предел разрешающей способности светового микроскопа значительно превзойден, открылась возможность проникнуть, наконец, в мир субмикроскопических структур, и после первых же работ выяснилась их исключительная результативность. Если попытаться кратко сформулировать основное направление исследований в области гистологии растений в ближайшей перспективе, то это будет дальнейшее проникновение в структуру тканей и клеток и выявление закономерностей их дифференциации. А это значит, что электронный микроскоп наряду со световым станет основным рабочим инструментом во всех гистологических лабораториях. Нельзя поэтому думать, что электронный микроскоп — дань моде, временное увлечение. Электронная микроскопия — новый этап в изучении структуры, подготовленный предшествующим развитием науки и обеспеченный новой техникой. Широкое внедрение в гистологию растений новых методов исследования и в первую очередь электронной микроскопии — важнейшая особенность современного этапа развития этой дисциплины.

Вторая очень важная особенность — взаимное стремление представителей различных специальностей к комплексированию исследований в целях выяснения закономерностей процессов жизнедеятельности, происходящих на основе единства структуры и функции. Современная наука располагает эффективными методами, позволяющими осуществить это на деле. Комплексное изучение тканей — основная линия развития современной гистологии. Надо надеяться, что на тканевом уровне произойдет то, что уже осуществляется на клеточном: гистология растений

все в большей степени должна развиваться как наука о структуре и функции тканей.

Наконец, третья особенность современного этапа развития гистологии растений заключается в несколько ином подходе к проблемам эволюции. Гистологическое исследование, проводимое в этом плане, ставит целью выявление типов развития тканевых структур, направлений и уровня их специализации. Казалось бы, что углубление в детали тонкой структуры уводит анатомию от целого организма. Но, как мы пытались показать на примерах, открытие каждой новой черты в тончайших из организованных структур приближает нас к пониманию функциональных механизмов клеток, тканей, органов и организма в целом как частных, так и общих для всего растительного мира или для всех живых существ, а это и есть реальный вклад в проблему эволюции.

ЛИТЕРАТУРА [1]

Васильев А. Е. (1966). Некоторые особенности субмикроскопической структуры секреторной системы растений в связи с ее функциональным значением. Растит. ресурсы, 2,3. — Данилова М. Ф. и Е. Ю. Дертева. (1964). Данные анатомии и физиологии о передвижении воды и растворенных веществ по тканям корня. Бот. журн., 9. — Дертева Е. Ю. (1965). Строение и функции эндодермы. Бот. журн., 9.— Мирославов Е. А. (1966). Электронно-микроскопическое исследование устьиц листа ржи *Secale cereale* L. Бот. журн., 3. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Сухоруков К. Т. и Ю. М. Плотникова. (1965). О структуре и функции эктодесм. Усп. совр. биолог., 60, 2 (5).— Brouwer R. (1965). Ion absorption and transport in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 16. — Brown W. V. a. Sr. C. Johnson. (1962). The fine structure of the grass guard cell. Amer. Journ. Bot., 49, 2. — Esau K. a. S. V. I. Cheadle. (1965). Cytologic studies on phloem. Univ. California press. — Franke W. (1964). Ektodesmenstudien. III. Zur Frage der Structur der Ektodesmen. Planta, 63, 3. — Helander H. F. (1965). Morphology of animal secretory gland cells. In: Sekretion und Exkretion. — Ketellaper H. J. (1963). Stomatal physiology. Ann. Rev. Plant Physiol., 14. — López-Sáez J. F., G. Giménez-Martin a. M. C. Risueño. (1966). Fine structure of the plasmodesm. Protoplasma, 61, 1—2. — Metcalfe C. R. (1959). A vista in Plant Anatomy. Intern. ser. monographs pure a. applied biology. Division Botany, 2. — Northcote D. H. (1963). Changes in the cell walls of plants during differentiation. Symposia Soc. Exp. Biol., 17. — Schnepf E. (1965). Physiologie und Morphologie sekretorischer Pflanzenzellen. In: Sekretion und Exkretion. — Shaw M. a. MacLachlan. (1954). The physiology of stomata. I. Carbon dioxide fixation in guard cells. Canad. Journ. Bot., 32, 6. — Sievers A. (1965). Funktion des Golgi-Apparatus in pflanzlichen und tierischen Zellen. In: Sekretion u. Exkretion. — Wooding F. B. P. a. D. H. Northcote. (1965). The fine structure of the mature resin canal cells of *Pinus pinea*. Journ. Ultrastr. Res., 13, 3—4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР.
Ленинград.

SUMMARY

The introduction of new research methods, in particular, of electron microscopy, into Plant Anatomy renders new possibilities for investigating the structure and the functions of plant tissues. The elaboration of a detailed cytological characteristics of tissues is the immediate objective of histological investigations. Examples are given illustrating the significance of electron microscopy for the fulfilment of this task, such as the analysis of cytoplasmic structure of stomatal cells, cells of the epithelium of resin canals, of extrafloral nectaries of poplar etc. The prospects of research-work in Plant Histology at its present status are discussed.

---

[1] В связи с тем что статья представляет собой краткий доклад, не претендующий на полноту изложения затронутых вопросов, литература цитируется в минимальном объеме.

УДК 621.385.833 : 581.174 : 582.671.12

Г. Я. Жукова и М. С. Яковлев

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ ЗАРОДЫША *NELUMBO NUCIFERA* Gaertn.

С 5 рисунками

G. Y. ZHUKOVA AND M. S. YAKOVLEV. ELECTRONMICROSCOPE STUDY OF THE CHLOROPLASTS OF *NELUMBO NUCIFERA* Gaertn. EMBRYO

Изучение тонкой структуры хлоропластов зеленых зародышей покрытосеменных растений становится необходимым в связи с постановкой вопроса о функции этих органелл в процессе формирования семени (Жукова, 1963, 1965). Многочисленными исследованиями показано, что морфологические и биохимические изменения в хлоропластах идут параллельно как в процессе превращения пропластиды в пластиду (Wettstein a. Kahn, 1960; Eriksson и др., 1961; Klein a. Poljakoff-Mayber, 1961; Virgin и др., 1963; Engelbrecht a. Weier, 1964; Эйдельман и Попова, 1966), так и во вполне сформированных хлоропластах при воздействии тех или иных факторов, например в зависимости от условий освещения (Weier a. Stocking, 1962; Осипова и Ашур, 1965). Все эти данные свидетельствуют о наличии тесной связи между структурными и функциональными особенностями хлоропластов.

Кроме того, исследование субмикроскопической структуры хлоропластов зародышей может представить интерес и при изучении субмикроскопической организации зеленых пластид взрослого листа.

Материалом настоящего исследования служили зародыши зрелых семян *Nelumbo nucifera*. Очень крупный зародыш семени лотоса имеет две массивные белые семядоли и почечку с двумя первыми зелеными листьями (Снигиревская, 1964). Для исследования брались зеленые листья почечки зародыша. Данный объект представляет особый интерес в связи с тем, что деревянистый перикарп односеменного плодика лотоса, как показано специальными исследованиями (Toyoda, 1960), мало прозрачен уже на первых этапах формирования семени и становится совершенно светонепроницаемым при его созревании. Таким образом, в данном случае хлоропласты образуются и сохраняются в условиях почти полного отсутствия света. Настоящее исследование проводилось на семенах, хранившихся в воздушно-сухом состоянии в течение 1.5 лет. Для сравнения были исследованы также и хлоропласты взрослого листа лотоса.

Кусочки зеленых листьев почечки зародыша фиксировались 1—2%-м раствором OsO_4 на веронал-ацетатном буфере (pH=7.4) по Колфилду в течение 1—1.5 часов при 0°. Материал заливался в смесь метилметакрилата с бутилметакрилатом (1 : 3). Ультратонкие срезы были получены на ультрамикротоме УМД-5 и исследовались с помощью электронного микроскопа второго класса Тесла БС-242 с разрешающей способностью 35 Å.

Полученные электронномикрографии показали, что хлоропласты зеленых листьев почечки зародыша зрелого семени лотоса характеризуются довольно сложным строением; они имеют как общие, так и отличительные черты по сравнению с типичной структурой хлоропласта листа высших растений, в том числе и листа лотоса.



Рис. 1. Хлоропласты почечки зародыша зрелого семени *Nelumbo nucifera* L. с плотными пачками однотипных дисков (*пд*), ламеллами стромы, огибающими пачки (*ло*), крахмальными зернами (*кр*), пузырьками (*п*) и осмиофильными глобулами (*ог*). *Стрелкой* отмечено место инвагинации внутренней мембраны оболочки хлоропласта. (Увел. 34 000).



Рис. 2. Хлоропласт зародыша *Nelumbo nucifera* L. с плотными пачками однотипных дисков. (Увел. 29 700).

Обозначения на рис. 2—4 те же, что на рис. 1.



Рис. 3. Хлоропласт зародыша *Nelumbo nucifera* L. с плотными пачками дисков. (Увел. 38 750).

На срезе — две длинные двойные мембраны стромы, огибающие пачки дисков (*ло*). *Стрелкой* отмечено место инвагинации внутренней мембраны оболочки хлоропласта.

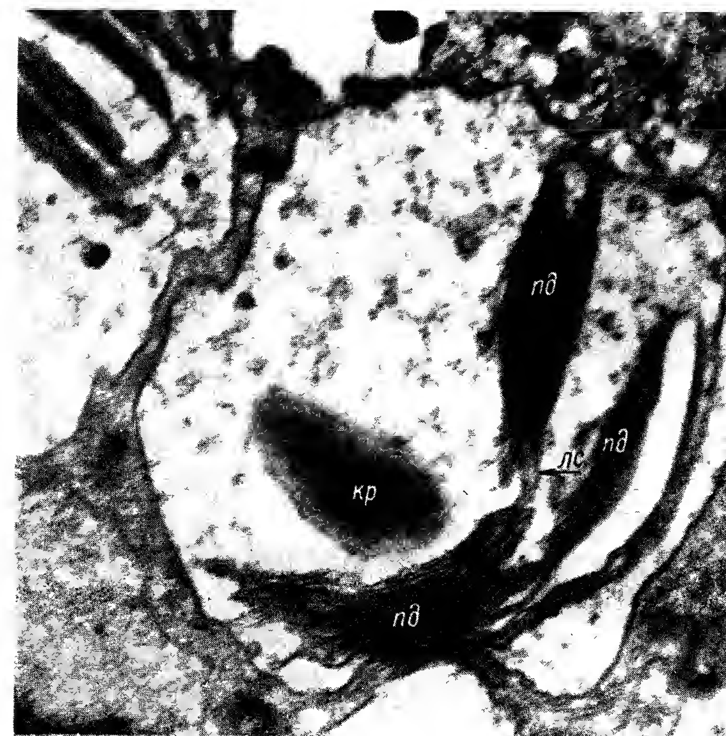


Рис. 4. Хлоропласт зародыша *Nelumbo nucifera* L. с плотными пачками дисков. (Увел. 32 900).

Стрелкой обозначены ламеллы, соединяющие пачки дисков (*лс*).

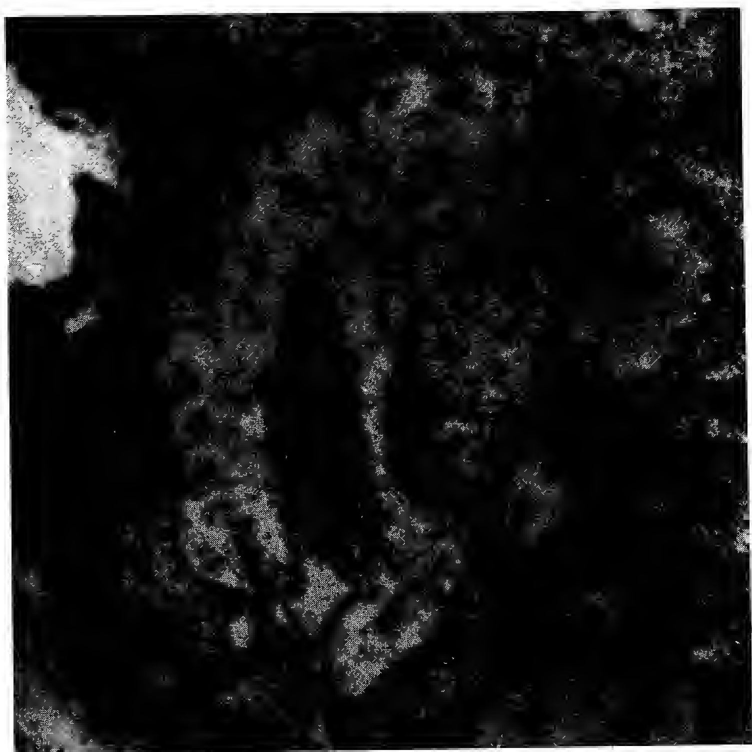


Рис. 5. Один из срезов, прошедших через краевую часть хлоропласта зародыша лотоса. (Увел. 29 500). Хорошо видна двумембранная структура пачек дисков.

Стрелкой отмечены ламеллы стромы второго типа (*ло*).

Как известно, основными компонентами вполне сформировавшегося хлоропласта являются: двойная мембрана, ограничивающая его тело, мелкозернистая строма и погруженная в нее упорядоченная система больших и малых дисков, которые могут пронизывать все тело хлоропласта. Помимо ламмелярной системы, в строме наблюдаются осмиофильные глобулы и крахмальные зерна, развивающиеся между ламеллами.

Хлоропласты зеленых листьев почечки зародыша лотоса также обладают двумембранной оболочкой и довольно хорошо развитой ламеллярной системой, имеющей основной единицей построения двойную замкнутую мембрану (рис. 1—5).

В отличие от типичного хлоропласта листа высших растений, в том числе и зрелого листа лотоса, ламеллярная система хлоропласта исследованного нами зародыша лотоса представляет собой большие плотные пачки однотипных дисков несколько различной протяженности; но в целом эти пачки более длинные, чем граны типичных листовых хлоропластов (1.5—2.0 μ). Таких пачек может быть одна или несколько в каждом хлоропласте. Подобно гранам типичных листовых хлоропластов они характеризуются наличием тесного контакта между ламеллами. На полученных электронномикроскопических снимках можно проследить также ламеллы стромы по крайней мере двух типов: ламеллы, соединяющие между собой пачки дисков (рис. 4), и одну или две длинные одиночные двойные мембраны, огибающие эти пачки (рис. 1—5). На рис. 1 и 3 видно, что ламеллы второго типа образованы путем инвагинации внутренней мембраны оболочки хлоропласта. Интересно отметить, что связь этих ламелл с оболочкой сохраняется в полностью дифференцированных хлоропластах. Помимо указанных структур, в строме хлоропластов зародыша лотоса наблюдаются крупные крахмальные зерна, осмиофильные глобулы и округлые пузырьки, как одиночные, так и расположенные группами (рис. 1 и 5).

Описанная структура хлоропластов, как показал анализ имеющихся литературных данных по субмикроскопической организации хлоропластов различных объектов, по-видимому, довольно своеобразна. В самом деле, хлоропласты зародыша зрелого семени лотоса не имеют структуры, характерной для хлоропластов листа большинства высших растений. Вместе с тем их структура отличается и от структуры хлоропластов, лишенных гран. Как видно на примере некоторых хлоропластов листа кукурузы (см. Кислюк, Машанский, 1965), а также мезофилла листа в районе проводящего пучка сахарного тростника,[1] для хлоропластов, лишенных гран, характерны довольно редкие контакты между длинными дисками. Такие длинные двойные мембраны, по мнению исследователей, по-видимому, соответствуют межгранным дискам хлоропластов с гранами. В нашем случае наблюдается противоположная картина — ламеллярная система характеризуется большой плотностью расположения дисков.

Вместе с тем сопоставление электронномикроскопических картин хлоропластов зародыша лотоса и зародышей других покрытосеменных обнаруживает сходные черты в строении ламеллярной системы. Так, Орсениго (Orsenigo, 1964), исследовав хлоропласты семядоль зрелых семян гибридной формы *Citrus nobilis*×*C. aurantium amara pumila*, показал, что они содержат одну или несколько плотных пачек дисков, которые автор называет гранами. Исследования Орсениго показали, что граны никогда не соединяются ламеллами стромы.

Интересно отметить, что подобная структура ламеллярной системы, возможно, характерна не только для хлоропластов зародышей исследованных растений, но и для хлоропластов других пигментированных тканей, также развивающихся в темноте.

Электронномикроскопические исследования показали, что хлоропласты женского заростка *Ginkgo biloba* L. (Camefort et Schaeffer, 1965), развивающиеся и синтезирующие хлорофилл в темноте, также имеют

[1] По неопубликованным данным, любезно сообщенным нам Е. А. Мирославовым

пачки двойных мембран более длинные, чем граны листовых хлоропластов (они могут достигать от 3 до 4 μ в длину).

Сходную же структуру хлоропластов наблюдала и Грилли (Grilli, 1965а) при исследовании тонкой структуры пластид мезокарпа зрелого плода *Cucurbita pepo*. Автор называет эти пластиды амилохлоропластами, так как они характеризуются наличием одного или нескольких крахмальных зерен и довольно развитой системой ламелл. Анализируя электронномикрографии, полученные Грилли, можно заметить зависимость структуры хлоропластов от глубины залегания тканей в самом плоде. Так, хлоропласты наружного перикарпа *C. pepo* (Grilli, 1965б), т. е. более поверхностно расположенные, отличаются от хлоропластов мезокарпа более сложной организацией — наличием гранных и межгранных ламелл.

Следует подчеркнуть, однако, что наряду со сходными чертами в строении хлоропластов исследованных структур зародышей различных растений имеются и существенные различия.

Так, например, в хлоропластах листьев почечки зародыша покоящихся семян лотоса, как правило, имеются крупные крахмальные зерна. В то же время в хлоропластах семядоль зрелых семян гибридной формы *Citrus nobilis*×*C. aurantium amara pumila* (Orsenigo, 1964) крахмальных зерен не наблюдается; они появляются только в процессе прорастания семян.

Резенде-Пинто (Rezende-Pinto, 1964), проследив метаморфоз пластид зеленых семядоль *Phaseolus multiflorus* с начала их дифференциации до образования зрелых семян, отметил, что, хотя хлоропласты присутствуют в течение всего периода развития семядоль, уровень их организации остается очень примитивным. Отличие от хлоропластов листьев заключается главным образом в неправильном распределении гран, имеющих нетипичное строение, и в отсутствии межгранных ламелл. Имеются различия и в продолжительности существования хлоропластов в процессе формирования семени. У семян лотоса и гибридной формы *Citrus* описанная структура хлоропластов наблюдалась в покоящихся семенах. Наши данные относятся к семенам лотоса, хранившимся в воздушно-сухом состоянии в течение 1.5 лет. Вместе с тем в зародышах зрелых семян *Phaseolus multiflorus* (Rezende-Pinto, 1964) хлоропластов нет, хотя в процессе развития зародыша они наблюдались уже с начала дифференциации семядоль; при впадении семян в покой зеленая окраска семядоль исчезает, а вместе с нею и ламеллярная структура гран. Хлоропласты при этом превращаются в один из видов лейкопластов с очень плотной стромой благодаря накоплению запасного белка.

Таким образом, приведенные данные говорят, с одной стороны, о своеобразии структуры хлоропластов зеленых зародышей покрытосеменных и, с другой, о ее многообразии. Все это свидетельствует о необходимости дальнейших исследований в этом направлении.

Переходя к вопросу о функции хлоропластов зеленых зародышей покрытосеменных, следует подчеркнуть, что наличие довольно развитой системы двойных мембран дает основание предположить возможность их фотосинтетической активности. В самом деле, электронномикроскопические исследования хлоропластов самых различных растений, обладающих способностью к фотосинтезу, начиная с фотосинтезирующих бактерий и одноклеточных зеленых водорослей, показали, что для всех фотосинтезирующих систем характерна двумембранная ламеллярная структура и эти двойные мембраны являются единицами субмикроскопической структуры хлоропластов (Sager, 1959; Menke, 1964, и др.). Разница между низшими организмами, например одноклеточными водорослями, и высшими растениями заключается в том, что у первых фотосинтезирующей единицей, по-видимому, являются рассеянные в протоплазме двойные мембраны, а у вторых — сложная система двойных мембран с плотными пачками-гранами, находящаяся в хлоропласте; последний ограничен от остального содержимого цитоплазмы оболочкой.

В свете этих данных можно считать, что довольно хорошо развитая ламеллярная система хлоропластов зеленых зародышей допускает возможность их фотосинтетической активности, тем более что подобные плотные пачки тесно прижатых друг к другу однотипных дисков характерны для хлоропластов некоторых фотосинтезирующих водорослей (см. Menke, 1960, 1962, 1964; Gibbs, 1962).

Однако возможность эта не всегда превращается в действительность, так как ограничивающим фактором может стать отсутствие света. Действительно, если в отдельных случаях, при наличии прозрачных плодовых и семенных оболочек фотосинтетическую деятельность хлоропластов зеленых зародышей можно допустить, то в случае семян лотоса такое предположение кажется маловероятным, так как плодовые оболочки лотоса светонепроницаемы (Toyoda, 1960).

Можно полагать, что наличие хлорофилла в зародышах некоторых покрытосеменных является свидетельством способности таких зародышей к синтезу хлорофилла в темноте, подобно проросткам голосеменных растений, тем более что уже известны факты образования хлорофилла в темноте и у покрытосеменных, правда, в очень незначительных количествах (Seybold u. Egle, 1938; Goodwin a. Owens, 1947; Röbbelen, 1956; Годнев и Ротфарб, 1957—1958; Ротфарб, 1961). В таком случае наличие ламеллярной системы является следствием образования хлорофилла в темноте, так как известно, что хлорофилл является одним из структурных элементов ламелл (Wolken a. Palade, 1953; Sager a. Palade, 1954; Wettstein, 1955; Sager, 1959; Ueda a. Wada, 1959; Wolken, 1959; Wettstein a. Kahn, 1960; Eriksson и др., 1961; Engelbrecht a. Weier, 1964).

Таким образом, полученные электронномикрографии показали, что тонкая структура хлоропластов листьев почечки зародыша зрелого семени лотоса астраханского *Nelumbo nucifera* отличается от субмикроскопической организации хлоропластов листа большинства высших растений и в том числе и взрослого листа лотоса. Ламеллярная система хлоропластов зародыша лотоса представляет собой большие плотные пачки однотипных дисков несколько различной протяженности, но в целом более длинные, чем граны типичных листовых хлоропластов. Таких пачек может быть одна или несколько в каждом хлоропласте. Подобно гранам типичных листовых хлоропластов они характеризуются наличием тесного контакта между ламеллами.

Ламеллы стромы представлены, с одной стороны, ламеллами, соединяющими между собой пачки дисков, и с другой — одной или двумя длинными одиночными двойными мембранами, огибающими эти пачки. На полученных электронномикроскопических снимках видно, что ламеллы второго типа образованы путем инвагинации внутренней мембраны оболочки пластиды. Для хлоропластов зародыша лотоса характерно также наличие крахмальных зерен, осмиофильных глобул и пузырьков.

Описанная структура хлоропластов, судя по имеющимся литературным данным о субмикроскопической организации хлоропласта, очень своеобразна. Вместе с тем она имеет общие черты с хлоропластами зеленых семядоль зародыша исследованных покрытосеменных, а также с внелистовыми хлоропластами некоторых не специализирующихся на фотосинтезе тканей, развивающихся в отсутствие прямого солнечного освещения.

Авторы выражают глубокую благодарность Е. А. Мирославову за большую помощь в овладении методикой электронномикроскопического исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Г о д н е в Т. Н. и Р. М. Р о т ф а р б. (1957—1958). Об образовании хлорофилла в темноте у покрытосеменных растений. Бюлл. Инст. биолог. АН БССР, 3. — Ж у к о в а Г. Я. (1963). О качественном составе пигментного комплекса пластид зеленых зародышей конских бобов. Бот. журн., 9. — Ж у к о в а Г. Я. (1965). О качественном

составе пигментного комплекса пластид зеленых зародышей *Vicia faba* L. Качественный состав ксантофиллов. Бот. журн., 11. — Кислюк И. М. и В. Ф. Машанский. (1965). Ультрамикроскопическая структура хлоропласта. Бот. журн., 10. — Осипова О. П. и Н. И. Амур. (1965). Структура хлоропластов листьев кукурузы, выросших в разных условиях освещения. Физиолог. раст., 12, 2. — Ротфарб Р. М. (1961). Изучение промежуточных реакций в образовании хлорофилла. Автореф. диссерт., Минск. — Снигиревская Н. С. (1964). Материалы к морфологии и систематике рода *Nelumbo* Adans. Тр. БИН'а, сер. I, Флора и систематика высш. раст., 13. — Эйдельман З. М. и О. Ф. Попова. (1966). О развитии фотохимической активности пластиды в процессе зеленения. Бот. журн., 4. — Camefort H. et J. Schaeffer. (1965). Différenciation et organisation des chloroplastes dans le parenchyme foliaire et dans le prothalle femelle, ou endosperme, du *Ginkgo biloba* L. C. r. Acad. Sci., 260, 23. — Engelbrecht A. H. P. a. T. E. Weier. (1964). The development of the chloroplasts in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cotyledons. Amer. Journ. Bot., 51, 6, 2. — Eriksson G., A. Kahn, B. Walles a. D. v. Wettstein. (1961). Zur makromolekularen Physiologie der Chloroplasten. III. Ber. deutsch. bot. Ges., 74, 7. — Gibbs S. P. (1962). The ultrastructure of the chloroplasts of algae. Journ. Ultrastruct. Res., 7, 5—6. — Goodwin R. H. a. O. H. Owens. (1947). The transformation of chlorophyll *a* in etiolated oat seedlings. Plant. Physiol., 22, 2. — Grilli M. (1965a). Origine e sviluppo dei cromoplasti nei frutti di Zucca americana (*Cucurbita pepo* L. cv. Small Sugar). I. Origine dei cromoplasti da amiloplasti. Caryologia, 18, 3. — Grilli M. (1965б). Origine e sviluppo dei cromoplasti nei frutti di Zucca americana (*Cucurbita pepo* L. cv. Small Sugar). II. Origine dei cromoplasti da cloroplasti e da proplastidi. Caryologia, 18, 3.— Klein S. a. B. Poljakoff-Mayber. (1961). Fine structure and pigment conversion in isolated etiolated proplastids. Jounr. Biophys. Biochem. Cytol., 11, 2. — Menke W. (1960). Weitere Untersuchungen zur Entwicklung der Plastiden von *Oenothera bookeri*. III. Entwicklungsgeschichte der Plastiden. Zeitschr. Naturforsch., 15b, 8. — Menke W. (1962). Structure and chemistry of plastids. Ann. Rev. Plant Physiol., 13. — Menke W. (1964). Feinbau und Entwicklung der Plastiden. Ber. deutsch. bot. Ges., 77, 9. — Orsenigo M. (1964). Modificazioni strutturali dei plastidi in semi germinanti. Osservazioni sui cotiledoni di *Citrus nobilis*×*C. aurantium amara pumila* e sull 'endosperma di *Ricinus communis*. Giorn. Bot. Ital., 71, 1—2. — Rezende-Pinto M. C. de (1964). On the metamorphosis of cotyledon plastids of *Phaseolus multiflorus* Willd. Portug. Acta Biol., A8, 3—4. — Röbbelen G. (1956). Ueber die Protochlorophyllreduktion in einer Mutante von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Planta, 47, 5. — Sager R. (1959). The architecture of the chloroplast in relation to its photosynthetic activities. Brookhaven Symp. Biol., 11 : 101. — Sager R. a. G. E. Palade. (1954). Chloroplast structure in green and yellow strains of *Chlamydomonas*. Expt. Cell Res., 7, 2. — Seybold A. u. K. Egle. (1938). Lichtfeld und Blattfarbstoffe. II. Planta, 28 : 87—123. — Toyoda K. (1960). The ratio of chlorophyll *a* to *b* in the plumule of *Nelumbo nucifera*. Bot. Mag. Tokyo, 73, 868. — Ueda R. a. M. Wada. (1959). Structure and development of plastids in variegated leaves. Bot. Mag., Tokyo, 72, 855. — Virgin H. I., A. Kahn a. D. v. Wettstein. (1963). The physiology of chlorophyll formation in relation to structural changes in chloroplasts. Photochem. a. Photobiol., 2. — Weier T. E. a. C. R. Stocking. (1962). The cup plastids of *Nicotiana rustica*. Amer. Journ. Bot., 49. 1. — Wettstein D. v. (1955). Formation of the plastid structures as affected by mutation in the chlorophyll apparatus. Symp. Fine Structure of Cells, Intern. Union Biol. Sci. Pub., ser. B, 21. — Wettstein D. v. a. A. Kahn. (1960). Macromolecular physiology of plastids. Proc. Europ. Conf. Electron Micr., Delft, 2 : 1051—1054. — Wolken J. J. (1959). The structure of the chloroplast. Ann. Rev. Plant Physiol., 10. — Wolken J. J. a. G. E. Palade. (1953). An electron microscope study of two flagellates. Chloroplast structure and variation Ann. New York Acad. Sci., 56, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

The ultramicroscopic structure of the chloroplasts of the embryo plumule in the mature seed of *Nelumbo nucifera* differs in some respects from the typical structure of leaf chloroplasts in most higher plants, including those in the adult lotus leaves. The lamellar system of the chloroplasts of the lotus embryo consists of large stacks of closely packed discs. These stacks are longer than the grana of the typical leaf chloroplasts. Each chloroplast contains one or more stacks. Like the grana of typical leaf chloroplasts they are characterized by the close contact between the lamellae. Electron microscope photos make it possible to trace also the stroma lamellae of two kinds: the lamellae, connecting the stacks, and one or two long double membranes curving around these stacks. The lamellae of the second type are formed by the invagination of the inner membrane of the chloroplast envelope. It is remarkable that the connection of these lamellae with the envelope persists in completely differentiated chloroplasts. Large starch granules, osmiophilic globules and vesicles, both single and in groups, are also observed in the stroma of the chloroplasts of the lotus embryo.

УДК 581.524.44 : 581.524.441

Б. Н. Норин

О ЗОНАЛЬНЫХ ТИПАХ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В АРКТИКЕ И СУБАРКТИКЕ[1]

(Получено 21 I 1966)

B. N. NORIN. ON THE ZONAL TYPES OF VEGETATIONAL COVER IN THE ARCTIC AND SUBARCTIC ZONES

Понятие «тип растительности» является одним из центральных в геоботанике. Оно тесно связано с рядом других категорий, и его трактовка, подход к нему зависят от принципиальных теоретических позиций, от понимания предмета, целей и задач геоботаники и фитоценологии как наук. Понятие «тип растительности» взаимосвязано с такими категориями, как «эдификатор», «синузия», «фитоценоз» и другими, составляющими единую систему фитоценологических и геоботанических понятий; поэтому каждое из этих понятий не может произвольно меняться в зависимости от частных результатов или частных целей исследования вне изменения категорий всей системы.

В данной работе мы не ставим целью дать обзор всех современных взглядов на объем и содержание категории «тип растительности». Формулирование нашего подхода к типу растительности вытекает из необходимости решения ряда проблем при исследованиях на лесотундровом стационаре Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (ст. Сивая-Маска, Коми АССР). Отсюда — наша цель состоит в том, чтобы уточнить содержание и объем этого понятия применительно к растительному покрову Арктики и Субарктики.

В советской геоботанике в настоящее время признано, что любая совокупность растений на конкретном участке большего или меньшего размера является фитоценозом, растительным сообществом, если она однородна по составу, структуре, сложению и характеру взаимодействия между растениями, а также между растениями и средой. Отсюда вытекает, что даже совокупность одиночных, очень редко размещенных растений является фитоценозом, так как здесь (хотя часто на небольших пространствах) налицо и однородность состава и структуры, и однородность взаимодействия как между растениями (пусть даже и чрезвычайно слабого, ведь степень взаимодействия не является ограничительным признаком), так и между растениями и средой. Исходя из этого нужно было бы сделать вывод, что нет совокупностей растений, которые не были бы фитоценозами;

[1] Общее содержание настоящей статьи было доложено на совместном заседании Комиссии по классификации растительности Всесоюзного ботанического общества и Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР 9—16 апреля 1965 г. После обсуждения доклада, а также после просмотра статьи Е. М. Лавренко, Б. А. Тихомировым, Т. А. Работновым, В. М. Понятовской, В. В. Мазингом, Ф. Я. Левиной, В. И. Василевичем в нее были внесены изменения и уточнения. Автор весьма признателен рецензентам и всем лицам, выступавшим на заседании с острой критикой ряда положений доклада, так как это обязало его существенно переделать некоторые разделы и в то же время утвердило в основных выводах.

последние существуют всюду, где есть растения, даже в пессимальных условиях существования. Однако к такому заключению многие геоботаники не приходят. Ряд исследователей считает, что существуют «группировки растений», которые нельзя называть фитоценозами. Так, А. П. Шенников (1934а : 396; 1937 : 81; 1938а : 11; 1952 : 513) указывал, что фитоценоз возникает тогда, когда в растительной группировке начинается биотопический или фитоценотический (или биоценотический) отбор: «. . . появляется и фитоценоз, возникает фитоценотический отбор. Пока этого признака нет — нет и фитоценоза, а есть лишь набор особей и видов растений, обусловленный только экотопическим отбором. Такой набор видов может быть назван экотопической группировкой; иногда его называют просто группировкой, иногда — аггрегацией» (Шенников, 1964 : 33—34).

Подобное разделение на «фитоценозы» и «группировки растений» проводил и В. Н. Сукачев (1934 : 4, 11; 1935 : 14; 1938 : 24; 1942 : 9, и др.); «неопределенные группировки» в отличие от сообществ выделяются А. А. Корчагиным (1956 : 306). Особенно часто такое разделение встречается в работах исследователей Крайнего Севера. Б. А. Тихомиров (1949 : 167; 1962 : 189) неоднократно упоминает о видах внеценозного существования в Арктике; этим самым он признает существование растительного покрова без фитоценозов (или не только из фитоценозов). В. Д. Александрова (1950 : 36; 1957 : 210; 1964 : 22) уже прямо говорит о наличии в Арктике «открытых группировок». В свое время существование растительных группировок, отличных от фитоценоза, признавали И. К. Пачоский (1921, 1925), В. В. Алехин (1924, 1935, 1936), А. А. Гроссгейм (1929), Н. Я. Кац (1936), но они исходили из другого понимания фитоценоза. Не вдаваясь более в формальную сторону этого вопроса, нам важно отметить, что в природе существует большое разнообразие растительных группировок (в наиболее общем значении этого понятия) по сущности взаимоотношений в них растений и растений со средой. Разделение их на открытые и закрытые, на открытые и замкнутые, на невыработавшиеся и выработавшиеся, на ненасыщенные и насыщенные, на аггрегации, аггломерации, семиассоциации и ассоциации имеет свои основания и отражает закономерности, существующие в природе. Отличие же аггрегаций от фитоценозов, также отражая реальность, имеет и большое принципиальное значение. Мы считаем (и попытаемся это далее доказать), что такое разделение не только возможно, но и нужно производить, что не всякие взаимоотношения растений являются ценотическими (т. е. оказывают влияние на существование группировки, обусловливают ее однородность), что только взаимоотношения растений могут «самоорганизовать» растительную группировку, создать «особый уровень организации живого» (Лавренко, 1964) — фитоценотический уровень.

Наличие взаимовлияний растений является специфической чертой, сущностью растительной группировки (Алехин, 1924, 1935; Сукачев, 1928, 1934, 1954, 1964 и др.; Шенников, 1934б, 1962, 1964 и др.; Корчагин, 1956; Быков, 1957; Ярошенко, 1961; Лавренко, 1964, и др.). Но эти взаимовлияния не всегда будут управлять составом группировки. При первичном заселении растениями участка состав и структура группировки определяются в конечном счете двумя видами факторов: условиями заноса зачатков растений и условиями экотопа (условия реализации наследственных биологических особенностей растений). Оба вида факторов являются внешними, хотя и необходимыми условиями возникновения и существования растительной группировки. Возникающие объединения будут на большей или меньшей территории однородными по составу, структуре, взаимоотношениям растений и последних со средой, но создание этой однородности не зависит от самих растений, является по отношению к ним случайным. В таких группировках существуют определенные взаимоотношения растений — одни из растений более угнетены, другие менее, — но эти взаимоотношения до определенного момента не управляют составом группировки, последний определяется только заносом зачатков и условиями экотопа. Состав и сложение группировок, соотношения их компонентов сильно варьируют, участие отдельных видов (по отношению к другим) случайно. Такие аггрегации характерны для первичной стадии зарастания обнаженных местообитаний и для пессимальных условий существования растений. Факторы, управляющие составом и строением группировки, будут находиться вне ее до тех пор, пока не возникнет ценотического (в отличие от экотопического) препятствия появлению новых растений. Саморегуляция группировки начнется тогда, когда в ней вид или группа видов (эдификатор или коэдификаторы) будут настолько изменять среду, что станут тем самым ограничивать возобновление растений других видов, существующих или могущих существовать на данном экотопе. Вероятно, в основном здесь будет иметь значение не уменьшение или увеличение репродукции зачатков, а возможность развития новых экземпляров растений из попавших сюда диаспор. Такое изменение среды может повести и к появлению растений новых видов, которые раньше не могли существовать на данном экотопе. В таких группировках возникает принципиально новое качество — зависимость состава и соотношения количеств особей видов от самих растений. Это и будет «особый уровень организации живого» — фитоценотический уровень. Такие растительные группировки мы называем ассоциированными [1] или ценотически обусловленными (синузиями, фитоценозами) в отличие от диссоциированных или экотопически обусловленных (аггрегаций [2]), в которых нет эдификаторов и где присутствие или отсутствие отдельных видов не влияет на состав группировки.

Несомненно, что в природе нет резкой грани между ассоциированными и диссоциированными группировками. В примитивной ассоциированной группировке эдификатор еще настолько слабо изменяет среду, что препятствует появлению растений только одного или нескольких видов; большинство же видов будет подвержено лишь экотопическому отбору. В этом случае ассоциированная группировка будет близка к диссоциированной, но у нее уже имеется принципиально новое качество — наличие фитоценотического отбора хотя бы у части видов.

В связи с пониманием фитоценоза как ассоциированной растительной группировки (т. е. определяемой ценотическим отбором) необходимо уточнить также значение термина «эдификатор». Под эдификаторами принято понимать виды сообщества, наиболее сильно изменяющие среду и этим определяющие состав последнего. Иногда это определение детализируется (Лавренко, 1947 : 6; 1959 : 33; Дылис, Цельникер, Карпов, 1964 : 180, и др.). Исходя из принципов разделения растительных группировок на диссоциированные и ассоциированные, необходимо считать эдификатором вид, который настолько изменяет какие-либо факторы среды, что этим создает или ограничивает возможность развития новых растений некоторых или всех других видов группировки. В синузии эдификатор — вид или группа видов, в фитоценозе — синузия или группа синузий. В некоторых случаях эдификатор косвенно создает возможность существования других видов, защищая их от влияния (внедрения в группировку) более конкурентноспособных растений. Воздействие эдификатора на среду может быть текущим и кумулятивным (Работнов, 1962). Эдификаторная роль проявляется не вообще, а в отношении определенных растений или синузий, и не обязательно всех, а в ряде случаев только некоторых.

Для ассоциированной группировки характерно наличие на всей ее площади одного общего эдификатора (или группы коэдификаторов),

[1] В настоящей статье термин «ассоциированность» (и «диссоциированность») употребляется (если нет дополнительных уточнений) только в смысле фитоценотической ассоциированности (диссоциированности). Возможна, например, и биогеоценотическая ассоциированность (т. е. взаимообусловленность), но она вызывается более общими факторами, выходящими за рамки фитоценологии.

[2] Термин «аггрегация» применяется не в том значении, какое ему придавал А. А. Гроссгейм (1929), а в понимании А. П. Шенникова (1964) и других авторов.

который изменяет относительно однородно среду группировки **на всем ее протяжении**. Вид-эдификатор, не образующий более или менее сомкнутого полога, не может оказывать однородного воздействия на среду на всем ее протяжении — создается комплексность покрова. Комплекс (сообществ, фрагментов сообществ, синузий) нельзя считать фитоценозом, несмотря на то, что он может быть «однородным». Эта однородность комплекса заключается в том, что видовой состав его растений (в целом) постоянен, набор фрагментов (или синузий) также постоянен, общее сложение комплекса однородное и, если брать весь комплекс также в целом, он имеет определенный (характерный только для данного типа комплекса) тип взаимоотношений со средой, т. е. для него «специфичен особый характер превращения вещества и энергии» (Сукачев, 1961 : 36). Однако у комплекса нет растительного объединяющего начала — общей эдификаторной синузии. В. Н. Сукачев (1957, и др.) дает хороший пример отличия сообщества от комплекса: в ольховом лесу *Alnus glutinosa* играет эдификаторную роль; и хотя такой лес состоит из резко различных синузий, он является фитоценозом благодаря объединяющему воздействию ольхи.

Для понимания нашего подхода к выделению типов растительности и типов растительного покрова необходимо рассмотреть еще отличие фитоценоза от синузии, которая также представляет ассоциированную группировку. Синузиям при анализе строения растительности и растительного покрова мы придаем большое значение как простейшим, первичным ассоциированным растительным образованиям. В своих работах мы пришли к выводу, что синузиями следует называть пространственно и экологически обособленные, относительно однородные, одноярусные, сомкнутые в надземных или подземных частях группировки растений (Норин, 1965). Синузии могут быть одно- или многовидовые; взаимосвязанность (ассоциированность) растений в них обусловливается обязательным наличием эдификаторов, т. е. **синузии — это ценотически обособленные образования**. Понимание синузии в настоящее время очень различно (см. обзор взглядов у Дохман, 1963; Трасс, 1964, и др.); наиболее принято считать синузиями структурные образования (разных рангов и обусловленные разными факторами) **внутри фитоценоза**, т. е. любые более или менее обособленные в фитоценозе группы растений. Не вдаваясь в обсуждение этого вопроса, отметим, что мы придерживаемся понимания синузии, изложенного выше. Следует лишь подчеркнуть, что синузия понимается нами только как одноярусное образование. Многоярусные группировки, даже если они пространственно, экологически и ценотически обособлены, уже нельзя считать синузиями, так как они могут быть разделены на ценотически более или менее самостоятельные простые одноярусные группировки; иначе говоря получается, что синузия состоит из синузий. Эти многоярусные группировки надо считать объединениями другого ранга, и правильнее не называть их синузиями, чтобы не делать это понятие слишком общим и неопределенным, тем более, что для многоярусных группировок уже предложены названия: микрогруппировки, по Л. Г. Раменскому (1938) и П. Д. Ярошенко (1953, 1961), микрофитоценозы, по Е. М. Лавренко (1959), конгрегации по В. В. Петровскому (1961, 1962). Рационально сохранить термин «синузия» лишь для наименьших, простейших ассоциированных образований, группировок.

Таким образом, и фитоценоз, и синузия являются ассоциированными растительными группировками. Различия между ними могут быть установлены путем анализа факторов, обусловливающих ту или иную структуру растительной группировки. При этом возникают затруднения, когда нужно решить, имеем ли мы дело с односинузиальным фитоценозом или же с самостоятельно существующей синузией.[1] Такие же трудности возникают при разграничении фитоценоза и сосуществования (конгломерата или агломерата) нескольких синузий в разных ярусах на одном участке. Различие между одноярусным фитоценозом и синузией в том, что эдификатор фитоценоза настолько трансформирует среду, что не допускает развития других синузий, хотя экотоп может быть для них благоприятным; эдификатор же самостоятельно существующей, автономной синузии, хотя и устанавливает внутри нее определенные соотношения, но сам по себе не препятствует возникновению на данном участке синузий других ярусов, — это обусловливается экотопом. Мертвопокровный еловый или буковый лес, пятно накипного лишайника на скале — односинузиальные образования (отвлекаясь от наличия синузий микроорганизмов). Существование только одной синузии древесного яруса объясняется исключительным фитоценотическим отбором — растения **других ярусов** вытеснены елью или буком; существование одной синузии накипного лишайника обязано уже другой причине — экотопическому отбору, так как растения **других ярусов** не могут развиться на данном участке скалы из-за неблагоприятных условий экотопа (другой вопрос, представляет ли это пятно синузию или аггрегацию, решается путем установления наличия или отсутствия фитоценотического отбора внутри этой одноярусной группировки). Посредством анализа взаимоотношений растений устанавливается, что в первом случае (мертвопокровный буковый лес) — это односинузиальный фитоценоз, во втором (пятно накипного лишайника) — самостоятельно существующая, автономная синузия.

Часто только при анализе взаимоотношений растений и выявлении основных факторов, управляющих группировкой, иногда лишь с помощью экспериментов, можно выяснить, имеем ли мы синузию или фитоценоз, объединены ли синузии в фитоценоз или же они сосуществуют, не образуя совместно фитоценотического целого. Интересный пример сосуществования двух синузий на одном участке приводит Н. А. Миняев (1963: 64). В. Н. Сукачев (1957, и др.) проанализировал взаимоотношения между растительностью валуна, покрытого лишайниками, и растительностью соснового леса (с моховым покровом из обычных зеленых мхов и с господ-

[1] В природе при односинузиальных образованиях высших растений и лишайников всегда имеются подземные группировки микроорганизмов — бактерий и грибов. Являются ли эти группировки просто аггрегациями или же образуют ассоциированные соединения, сказать в настоящее время трудно. Возможно, в ряде случаев их следует рассматривать как составную часть синузий «надземной» растительности, так как многие микроорганизмы более связаны консортивными (по Раменскому, 1952, и Лавренко, 1959) отношениями с отдельными высшими растениями, нежели фитоценотическими отношениями между собой (в особой группировке). Несомненно, что в большинстве случаев гетеротрофные микроорганизмы являются весьма существенным компонентом растительных группировок, иногда, может быть, их эдификаторами. Но даже, если микроорганизмы создают синузии со строго регулируемыми отношениями между собой, общий ход наших выводов по закономерностям строения растительного покрова не изменяется. В этом случае могут измениться заключения при анализе отдельных конкретных примеров, но не принципиальные выводы; сократится географическая и экологическая область существования автономных синузий и несколько изменится характеристика отдельных типов растительного покрова, но принципиальные различия между ними останутся. У бактерий и грибов, несмотря на их колоссальную роль в круговороте веществ, в минерализации органических остатков, может отсутствовать непосредственная связь с существующими в настоящее время на данном экотопе группировками высших растений, и в таком случае создаются конгломеративные и аггломеративные их сочетания с последними. Весьма сомнительна также бо́льшая, чем у высших растений, протяженность однородных группировок микроорганизмов, благодаря чему синузии высших растений при эдификаторной роли бактерий или грибов могли бы быть объединены в единый фитоценоз. Почти невозможно сейчас судить и о том, не образуют ли синузии высших растений, будучи эдификаторами для синузий микроорганизмов, совместно с последними фитоценоз. Несомненно только, что общие закономерности ассоциирования, проявляющиеся у высших растений, должны распространяться и на группировки микроорганизмов. Синузии бактерий и грибов должны создавать с синузиями высших растений конгломеративные, аггломеративные, комбинативные и ассоциативные сочетания так же, как и синузии высших растений между собой.

Эти соображения заставляют нас весьма осторожно судить о группировках гетеротрофных микроорганизмов и о взаимоотношениях их с группировками высших растений, поэтому все дальнейшие выводы относятся в основном к лишайникам и высшим растениям.

ством черники), в котором находится этот валун. Он также пришел к заключению, что растительность валуна — не синузия бора-черничника, а особое сообщество.

Фитоценоз в целом в отличие от синузии не может объединяться с другим фитоценозом на одном и том же участке. В растительное сообщество могут внедряться только другие синузии (инкумбация ярусов — Сочава, 1930а), но не фитоценозы. Объединение, наложение двух сообществ ведет по существу уже к их разрушению, значительной перестройке существовавших в них взаимоотношений растений и синузий, к возникновению на их основе совершенно новых сообществ — происходит объединение их отдельных ярусов (синузий), но не самих сообществ. Синузии же как простейшие ассоциированные растительные группировки могут налагаться одна на другую, комбинироваться, сочетаться, создавая или диссоциированное сочетание, или более сложную ассоциированную, фитоценотически взаимосвязанную группировку — фитоценоз — таким же образом, как отдельные растения создают синузию. Формирующиеся растительные образования в зависимости от факторов, обусловливающих их синузиальный состав, строение и степень выраженности ценотических отношений между синузиями (через эдификаторов), могут быть по типу связей конгломеративными, агломеративными, комбинативными и ассоциативными.

Конгломеративные сочетания синузий. Набор синузий обусловлен только экотопом, ценотические связи между ними полностью отсутствуют; количественные соотношения синузий в значительной степени варьирующие. Такие сочетания особенно характерны для растительного покрова полярных пустынь, где отдельные латки — синузии мхов, ценотически не связаны друг с другом.

Агломеративные сочетания синузий. Набор синузий обусловлен экотопом, но между ними начинают устанавливаться ценотические связи. Эти связи неустойчивы в виду слабости воздействия отдельных видов друг на друга по сравнению с воздействием условий экотопа и в виду изменения соотношения интенсивности ценотических и экотопических воздействий по годам. Данные сочетания нельзя назвать ассоциированными группировками (фитоценозами) еще и потому, что здесь нет единого характера взаимоотношений синузий, т. е. нет общей эдификаторной синузии с относительно однородным влиянием ее на среду на всей площади объединения. Небольшие участки с относительно однотипными взаимоотношениями синузий внутри такого сочетания не могут быть названы микросообществами, с одной стороны, ввиду неустойчивости ценотических связей, а с другой — потому, что в таких случаях необходимо было бы относить к разным «микросообществам» не только разные части одной синузии, но и отдельные части одного растения (например, части разросшегося экземпляра — синузии *Arctous alpina* в пятнистых тундрах с находящимися под ними синузиями *Kiaeria glacialis*, *Dicranum congestum*, *Polytrichum strictum* и других видов, которые не совпадают в своих границах с синузией *Arctous alpina*). Агломеративные сочетания синузий широко распространены в растительном покрове Арктики: такие сочетания характерны для большинства тундр (исключая, вероятно, кустарниковые, ерниковые и некоторые другие), они распространены и в зоне полярных пустынь.

Конгломеративные и агломеративные сочетания синузий по существу являются комплексами синузий и при этом очень сложными, ибо синузии комплексируются как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении.

Комбинативные сочетания синузий. Ценотические связи устанавливаются между частью синузий, другая часть их обусловлена лишь экотопически. Существование ценотических связей определяется наличием эдификаторной синузии, которая влияет на среду на всей площади данного участка, но эта трансформация среды еще не настолько сильна, чтобы контролировать все синузии — часть из них

существует вне зависимости от эдификатора. Такие сочетания синузий являются уже ценотически обусловленной группировкой синузий, ассоциированным объединением их — фитоценозом, растительным сообществом. Ввиду того, что ассоциирована лишь часть синузий, эти сообщества удобно называть «комбинированными фитоценозами» (термин В. Б. Сочавы, 1930б). Термин И. Д. Богдановской-Гиенэф «комплексные фитоценозы» менее удачен в данном случае. Комбинированные фитоценозы характерны для лесотундровых редколесий и ерниковых тундр.

Ассоциативные сочетания синузий. Все синузии в той или иной мере ценотически взаимосвязаны, связь обусловливается наличием эдификаторной синузии. Эта группировка, так же как и комбинативная, является фитоценозом — ассоциированным объединением растений, более высоким по рангу, чем синузия, хотя для многих типов растительности она, а не синузия, является первичной единицей.

В фитоценозе синузии самостоятельны лишь относительно и постольку, поскольку они могут быть структурными частями разных фитоценозов. Своим существованием на данных местообитаниях они обязаны эдификаторной синузии, при отсутствии которой погибают в результате экотопического или биотопического отбора. Правда, происходящее после исчезновения эдификатора изменение местообитания может и не быть губительным для некоторых синузий, и они войдут в состав вновь возникающего сообщества, но при условии, что биотопический (ценотический) отбор в последнем также сохранит их.

Фитоценозы или их части (фрагменты) могут в свою очередь создавать конгломеративные и агломеративные (?) сочетания — комплексы фитоценозов или их фрагментов.

Описанные нами формы связей и взаимоотношения между растениями и между группировками растений являются в значительной мере схематизированными. Непрерывность растительного покрова, существующая в природе, создает значительно большее их разнообразие — возможны самые различные промежуточные образования. Так же как нет резкой грани между ассоциированными и диссоциированными группировками, так нет и строгих границ между конгломеративными, агломеративными, комбинативными и ассоциативными образованиями. Фитоценозы слагаются не только из синузий, но и из отдельных растений, не входящих в синузии. Комплексироваться могут не только синузии или фитоценозы, но и синузии с аггрегациями, т. е. ассоциированные и диссоциированные группировки, фитоценозы с синузиями и т. д. В связи с этим взаимоотношения растений и группировок приобретают чрезвычайно разнообразные формы. Разнообразие взаимоотношений растений и форм сочетания их группировок обусловливает различие типов растительного покрова.

Тип растительного покрова не является типом растительности. Разделение растительных группировок на ассоциированные и диссоциированные заставляет по разному отнестись к принципам их классификации. Закономерности ассоциированных группировок (синузий, фитоценозов) связаны с внутренними взаимоотношениями растений в них. Эти взаимоотношения являются спецификой, самой существенной их стороной, их сущностью. В. Н. Сукачев писал: «. . . на вопрос, что же следует класть в основу естественной классификации биоценозов, зооценозов и фитоценозов, надо ответить: то, что является сущностью этих явлений, их спецификой, их отличительными признаками от других явлений. . . Для фитоценоза его основными свойствами, его сущностью, его спецификой является характер взаимодействия растений. . . Поэтому не экологические свойства растений, не их биологические свойства, а тем более не условия косной среды должны класться в основу естественной классификации в биоценологии, а только что указанные специфические взаимодействия, которые и являются настоящими фитоценотическими признаками» (1944 : 215—216). Таким образом, принципиальной основой классификации ассоциированных группировок (синузий и фитоценозов) должны быть внутренние взаимоотношения растений, степень

и характер связей между ними. Правда, о характере и степени взаимовлияний растений мы можем судить в настоящее время в основном только по косвенным показателям: по структуре группировок, по составу и соотношениям видов и жизненных форм, по изменению некоторых показателей среды, по жизненному состоянию растений и т. д. А. П. Шенников утверждал, что «. . .структурные признаки травостоев до известной степени могут указывать и на биоценотические отношения между растениями фитоценоза. . .» (1935 : 37) и даже еще более категорически: «. . . структурные признаки растительных группировок более характерны и важны для обобщений, чем их флористический состав. Ассоциации, различные по видовому составу, но сходные по строению, фитоценологически ближе друг к другу, чем флористически сходные, но структурно различные ассоциации. . . Это и понятно, если вспомнить, что структура фитоценоза есть не что иное как оформление результатов жизненной конкуренции и „сживания" многих особей в фитоценозе» (1938б : 455). При этом надо очень осторожно подходить к оценке значения тех или иных черт структуры (в широком смысле) в растительных группировках; нужна оценка не структур группировок, не формы, а содержания — взаимоотношений растений, обусловливающих данные структуры. Применительно к фитоценозу важно, например, не столько само по себе увеличение или уменьшение участия определенного вида в сложении группировки, сколько влияние этого вида на изменение состава всей группировки; или же важно не изменение биохимических процессов, фотосинтеза, или транспирации отдельных растений (видов), а то, оказывают ли эти процессы влияние на изменение группировки, т. е. необходимо всегда учитывать фитоценотическое значение любого явления или процесса в группировке; иными словами, важен не столько механизм процесса, сколько его конечный результат. Несомненно, что при установлении характера и степени взаимовлияний растений в группировках решающее значение приобретает эксперимент.

Условия экотопа не могут служить основой для разделения и систематизации фитоценозов, а их нередко используют при классификации растительности. В принципе можно согласиться с Н. В. Дылисом (1964) в том, что черничные ельники в Родопских горах Болгарии и в северной тайге Европы с фитоценотической точки зрения следует относить к одной ассоциации, хотя различия условий, в которых они развиваются, чрезвычайно велики. Фитоценолог должен знать параметры среды, при которых может существовать данная группировка (синузия или фитоценоз), а также характер и направление изменений, происходящих в ней при изменении отдельных показателей среды, для того чтобы прогнозировать состояние и состав растительных группировок, исходя из динамики каждого конкретного местообитания; но изучение закономерностей последнего является содержанием других наук. «Фитоценология рассматривает комплекс физико-географических факторов лишь как среду, в которой и через которую происходит развитие растительности» (Миняев, 1963 : 251). Задача фитоценологии — настолько изучить систему фитоценотических связей в группировках растений, чтобы в конечном счете можно было бы искусственно создавать сообщества с заранее заданными свойствами и установленной продолжительностью их существования, влияя на них посредством того или иного изменения факторов среды.

Закономерности диссоциированных группировок (аггрегаций) принципиально отличаются от закономерностей синузий и фитоценозов. У диссоциированных группировок нет внутренней саморегуляции, и поэтому они могут рассматриваться только как составная часть более общего образования — биогеоценоза, который внутренне обусловлен, но уже другими факторами. Аггрегации — не фитоценотические образования. Ассоциированные группировки — синузии и фитоценозы — также являются компонентами биогеоценозов, но их отличие от аггрегаций в том, что они самообусловлены, обладают саморегуляцией; наряду с этим, и биогеоценозы, в которые они входят, также имеют свою более общую

саморегуляцию (поэтому синузии и фитоценозы являются одновременно фитоценотическими и биогеоценотическими образованиями). В связи с тем, что аггрегации фитоценотически не обусловлены, их естественная классификация может быть, вероятно, лишь биогеоценотической, но не фитоценотической. Это не значит, что они не являются объектом геоботаники. Растительный покров един вне зависимости от того, из каких группировок (диссоциированных или ассоциированных) он складывается. Учение о растительном покрове как учение о закономерностях группирования растений и распределения группировок по земной поверхности является содержанием геоботаники. В. В. Мазинг и Х. Х. Трасс (1963) определяют фитоценологию — как учение о растительных сообществах, а геоботанику — как учение о растительном покрове. Из всего предыдущего изложения нетрудно усмотреть два геоботанических аспекта в изучении растительного покрова. Первый из них — исследование закономерностей и форм фитоценотического ассоциирования растений, изучение группировок растений с точки зрения их внутренней самоорганизации, так как только при этом условии они являются «особым уровнем организации живого», а не просто соединением отдельных особей. Учение о фитоценотическом ассоциировании растений является содержанием фитоценологии как раздела геоботаники. Объект фитоценологии — синузии и фитоценозы. Здесь уместно вспомнить высказывание В. Б. Сочавы: «Фитоценология, в нашем представлении — это раздел геоботаники, или наука, изучающая законы ассоциирования растений» (1948 : 274). Исследование географического, пространственного размещения растительных группировок, т. е. изучение группировок как территориальных образований, представляет другой геоботанический аспект исследований растительного покрова. При этом в круг объектов, кроме синузий и фитоценозов (фитоценотически ассоциированных группировок), вовлекаются и аггрегации (фитоценотически диссоциированные группировки), а также территориальные конгломеративные и аггломеративные образования, так как при таком изучении первичной единицей не всегда будут синузии, фитоценозы или аггрегации.

Эти геоботанические аспекты вновь обязывают внимательней отнестись к различиям между «растительностью» и «растительным покровом» (Шенников, 1934а, и др.) и к понятиям «тип растительности» и «тип растительного покрова» как классификационным единицам. Тип растительности, как и другие таксономические единицы классификации растительности, т. е. фитоценотически ассоциированных группировок, должен устанавливаться по типу взаимоотношений растений. Нужно установление как более общих закономерностей во взаимоотношениях растений в группировках (выяснение критериев крупных таксономических единиц), так и частных закономерностей, свойственных узкому кругу группировок (критерии низших таксономических единиц). Таксономическое значение отдельных критериев будет изменяться по мере вовлечения в изучение все большего круга растительных группировок. Классификация — это разделение множества единиц на группы, но не соединение единиц множества в группы (в этом мы присоединяемся к мнению некоторых геоботаников). Поэтому окончательные критерии типа растительности и типа растительного покрова могут быть установлены лишь при рассмотрении растительного покрова всей Земли. В связи с этим устанавливаемые нами далее признаки зональных типов растительного покрова действительны только для разграничения последних в пределах Арктики и Субарктики, и, кроме того, ранг таксономической единицы «тип» в этом случае условен.

Такая же условность объема понятия «тип растительности» существует в настоящее время при выделении типа по специфической господствующей жизненной форме (биоморфе эдификатора господствующей синузии). При отсутствии разработанной общепринятой классификации жизненных форм трактовка типа растительности у одних исследователей очень широкая, у других — узкая, в зависимости от ранга биоморфы, по ко-

торой производится выделение типа. Брокманн-Ерош и Рюбель в свое время на основе жизненных форм выделили лишь четыре типа растительности на всем земном шаре. У нас такого широкого взгляда придерживался А. П. Шенников (1935, 1964), а также А. А. Корчагин (1946). Другие исследователи трактуют ранг биоморфы значительно у́же (например, для пустынь — А. В. Прозоровский, 1940; Е. М. Лавренко, 1962; Л. Е. Родин, 1963; для степей — Е. М. Лавренко, 1940, 1954, 1959; И. Х. Блюменталь, 1956, и др.). Чисто эколого-морфологический подход К. В. Станюковича (1958) к выделению типов растительности считает возможным применять и Б. А. Быков (1957, 1958, 1960). В Арктике сходным образом выделял типы растительности Ф. В. Самбук (1937), такой трактовки придерживается и Б. А. Тихомиров (1946а, 1946б, 1947). Последние различают моховой, лишайниковый, травяной, кустарничковый и другие типы растительности, причем Самбук сужал некоторые из них, делая приставку «аркто»: аркто-травяной, аркто-кустарничковый и др.

С условностью объема типа растительности, выделяемого по экобиоморфе эдификатора господствующей синузии, можно было бы мириться, если бы не было возражений против самого этого принципа выделения типа. Принципиальным же возражением является то, что жизненная форма — не фитоценологическое понятие, а эколого-морфологическое (Сукачев, 1928 : 131 и др.), и поэтому не может служить основой при установлении классификационной единицы в фитоценологии. В. Б. Сочава (1963 : 5) говорит о том, что выделение типа растительности по господствующей жизненной форме по существу представляет собой эмпирический прием и не имеет никакого теоретического обоснования. В свое время выделение классификационных единиц по жизненной форме растений критиковал Л. Г. Раменский (1952). При выделении типа растительности по биоморфе эдификатора господствующей синузии часто в качестве исходной предпосылки фактически принимается не жизненная форма, а комплекс показателей растительного покрова (география, генезис, экология и морфология сообществ). Установление же господствующей жизненной формы производится после того, как тип растительности уже выделен по комплексу признаков, часть из которых даже не поддается более или менее точному определению, т. е. жизненная форма служит лишь для наиболее краткой характеристики типа, но не является первичной основой его выделения. В соответствии с тем, насколько широко понимается исследователем тип растительности, может измениться ранг характеризующей его биоморфы. Например, в зависимости от широты подхода к северным лесам Евразии их можно объединить или в один тип растительности (леса с господством мезофильных микротермных древесных пород), или же выделить несколько (широколиственные леса с господством листопадных широколиственных микротермных древесных пород; хвойные леса с господством мезофильных микротермных вечнозеленых древесных пород и др.), или даже еще более сузить эти лесные типы растительности.

Последовательно следуя принципу выделения типа растительности по жизненной форме, в Арктике нельзя признать полярно-пустынного и тундрового типов растительности (что и делают, как мы раньше говорили, Ф. В. Самбук и Б. А. Тихомиров). Однако ряд авторов, казалось бы следуя этому принципу, признает существование данных типов (Александрова, 1964). Сочава (1958 : 43) считает, что «. . . каждый тип растительности характеризуется определенным набором биоформ. . .», а в другой работе он определяет тип растительности «. . . как объединение классов формаций с присущим ему набором ценотически связанных друг с другом биоморф» (Сочава, 1964а : 280). Несомненно, что и при таком подходе специфический для типа набор биоморф может быть установлен лишь после того, как сам тип выделен по комплексу других признаков.

Таким образом, анализируя принцип выделения типа растительности по господствующей экобиоморфе, приходим к следующим выводам. Во-первых, этот принцип теоретически не обоснован, так как непосредственное выделение типа по жизненной форме — подход не фитоценологический. Во-вторых, этот принцип имеет ограниченное применение, он не является всеобщим; ряд типов растительности (в современном их понимании) может быть охарактеризован (но не выделен!) только набором основных жизненных форм доминирующих синузий. Но даже в тех случаях, когда тип растительности хорошо очерчивается областью господства одной какой-либо биоморфы, принципом выделения его должна быть не жизненная форма, а тип взаимоотношений растений, т. е. фитоценологический принцип. Нужно получить характеристики степени изменения условий среды растениями тех или иных экобиоморф, так как естественно, что растения определенной жизненной формы оказывают на среду, а вместе с этим и на остальные растения группировки, определенное, специфическое влияние.

Исходя из изложенных нами теоретических предпосылок разделения ассоциированных группировок на синузии и фитоценозы и из приводимого далее анализа зональных типов растительного покрова Арктики и Субарктики, мы присоединяемся к выводу Х. Х. Трасса (1964) о необходимости различать «тип моносинузиальной растительности» и «тип полисинузиальной растительности». Тип моносинузиальной растительности более всеобъемлющ, и в основном только им можно оперировать при исследовании полярно-пустынного и тундрового растительного покрова, так как для этих зональных типов ассоциированные полисинузиальные образования не характерны. При этом полярные пустыни и тундры как зональные типы растительного покрова слагаются из многих типов моносинузиальной растительности, помимо того, что в сложении покрова участвуют и аггрегации, не объединяемые в типы растительности. Тундры и полярные пустыни — не типы растительности, а зональные типы растительного покрова. Зоны же тундр и полярных пустынь слагаются уже из многих типов растительного покрова.

«Тип растительного покрова» — единица несколько необычная. Как территориальная единица она характеризуется определенными соотношениями и формами сочетаний растительных группировок, т. е. она имеет специфические структурно-физиономические черты и ее растительные группировки имеют определенные сукцессионно-динамические связи. Тип растительного покрова обладает определенной экологической амплитудой, его растительным группировкам свойственна филоценогенетическая специфика. Он является, вероятно, одной из высших единиц классификации комплексов. Эту единицу нельзя сопоставлять ни с типами растительности, ни с фратриями формаций Сочавы (1944, 1945, 1958). Выделение фратрий формаций Сочавой — это одна из попыток объединения в наиболее крупных подразделениях растительности Земли единиц районирования и типологии. Фратрии формаций в том виде, как они представлены в позднейших работах Сочавы (1964а, 1964б, 1964в), не могут являться по своему содержанию единицами классификации растительности, а есть скорее единицы региональные, компоненты которых генетически тесно связаны (ср. Лавренко, 1959). В то же время они не являются и чисто региональными единицами. Эта единица выпадает и из типологии, и из районирования, а в связи с этим оказываются необоснованными объем и содержание типа растительности в понимании Сочавы.

Проанализируем с выдвинутых нами позиций взаимоотношения растений и строение группировок в зональных типах растительного покрова Арктики и Субарктики.

Полярно-пустынный тип растительного покрова. Об особенностях строения группировок в полярно-пустынном типе и о взаимоотношениях растений в них можно составить представление по работам Б. Н. Городкова (1946, 1947, 1952, 1956, 1958а, 1958б) и В. Д. Александровой (1950, 1957, 1958, 1964). Александрова к типу растительности полярных пустынь относит «. . . агрегации (открытые

группировки) из изолированно растущих цветковых растений, главным образом представителей арктического и аркто-альпийского разнотравья, „куртинные“ растительные группировки из не связанных между собой фрагментов растительной дернины и мохово-лишайниковые фитоценозы с доминирующей ролью синузии накипных лишайников» (1964 : 22). Городков при описании различных типов арктических пустынь постоянно отмечает, что «. . . клочки споровой и приземистой цветковой растительности развиваются почти изолированно» (1958б : 67), что «. . . сильно разреженный и низкий травянистый ярус довольно разнообразен и неустойчив по флористическому составу. . . особенно преобладает непосредственная борьба со стихиями, мешающая образованию устойчивых взаимоотношений между видами» (там же : 67). Эти и многие другие их высказывания, которые мы не имеем возможности здесь привести, и особенно конкретный материал авторов показывают, что в полярных пустынях преобладает диссоциированность растений — набор растений зависит не от взаимоотношений, складывающихся между ними, а только от условий экотопа, от широты экологической амплитуды видов и от возможности (случайности) заноса зачатков. Лишь в наиболее благоприятных, защищенных местообитаниях существуют условия для ассоциирования растений — создаются синузии с более или менее постоянными и закономерными составом и соотношениями между видами, регулируемые эдификаторами этих синузий — некоторыми видами мхов и лишайников. В связи с изолированностью развития синузий и отдельных растений и их автономностью, самостоятельностью не могут создаваться растительные группировки типа фитоценоза. Синузии и аггрегации создают конгломеративные, а иногда аггломеративные, сочетания — комплексы синузий и аггрегаций. Не случайно поэтому, что Городков (1956, 1958а, 1958б) классифицировал растительность только топологически, выделяя в арктических пустынях о. Врангеля следующие «растительные формации»: лишайниковая растительность скал и каменных россыпей (лишайниковые арктические пустыни), щебенчато-глинистые арктические пустыни, полигональные арктические пустыни; а на о. Котельном — полигональные арктические пустыни, песчаные арктические пустыни, трещиноватые арктические пустыни и др.

Тундровый тип растительного покрова. Для доказательства наших положений возьмем из большого количества работ, посвященных тундровому растительному покрову, лишь несколько, относительно лучше отражающих его структуру и взаимоотношения растений в группировках, а именно некоторые работы Городкова (1935, 1958б и др.), Сочавы (1934), Сочавы и Городкова (1956), Тихомирова (1956) и Александровой (1956, 1964).

Обычно исследователи тундр при классификации растительных образований пытались выделить эдификаторы и, применяя принципы, разработанные в лесной и степной зонах, считали эдификаторами доминанты. Этот путь не мог привести к удовлетворительным результатам. Сочава (Сочава и Городков, 1956 : 69) отмечает, что говорить об эдификаторной роли отдельных видов в тундрах можно лишь условно, что взаимное влияние различных групп растений друг на друга очень слабо. Это отмечает и Городков (1958б : 72—73). Тихомиров пишет: «Часто перед исследователем растительности Арктики возникает затруднение при выделении эдификаторов и даже субэдификаторов сообществ, особенно из числа высших сосудистых растений» (1956 : 547) и «. . . отчетливо выявляется некоторая относительная изолированность одной синузии от другой» (1956 : 547). Эти замечания исследователей наряду с многочисленными указаниями на повсеместно развитую сильную мозаичность тундровых растительных группировок показывают, что в тундровом растительном покрове нет группировок типа фитоценоза, где все синузии ассоциированы между собой и связаны влиянием эдификаторной синузии. Набор синузий зависит в основном от условий экотопа (от набора микроэкотопов) и широты экологической амплитуды синузий. Этот набор является конгломеративным или аггломеративным сочетанием синузий, которым свойственна самостоятельность. Каждая синузия имеет свой специфический тип взаимодействия со средой, а единой объединяющей эдификаторной синузии, выравнивающей специфику всех синузий созданием (в результате ее воздействия) общего фона, не существует. Растительные сочетания такого типа являются комплексами синузий, но не фитоценозами.

Наглядное представление о структуре тундровых растительных объединений дает работа Тихомирова (1956) «Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики». По зарисовкам и описаниям строения группировок виден их сложный рисунок, легко устанавливается изолированность синузий и большая гетерогенность этих «сообществ». Анализируя эти зарисовки и описания растительных образований и учитывая ряд замечаний Тихомирова об изолированности синузий и фрагментов сообществ, о затруднениях при выделении эдификаторов, а также замечания и выводы других исследователей, можно сделать вполне определенное заключение об отсутствии (или во всяком случае о малой распространенности) эдификаторных синузий в тундрах и о диссоциированности синузий, т. е. об отсутствии растительных группировок типа фитоценоза.

Лесотундровый тип растительного покрова. О структуре лесотундровых растительных группировок и взаимоотношениях растений в них нам приходилось высказываться неоднократно (Норин, 1958, 1961, 1962, 1964; Норин и Рахманина, 1963; Норин, Солоневич и др., 1963). Очень хороший материал для суждений дает работа Н. А. Миняева (1963), а также работы Ю. Д. Цинзерлинга, Б. Н. Городкова и В. Н. Андреева.

Взаимоотношения растений в группировках лесотундрового типа чрезвычайно сложны. Синузии древесного или кустарникового ярусов являются эдификаторами лишь по отношению к части синузий травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов; другая часть синузий остается фитоценотически самостоятельной, независимой в своем распределении от верхних ярусов (а часто является даже эдификаторной по отношению к верхним синузиям). Внешне такие группировки могут казаться переходными от лесных к тундровым с комплексным характером своего растительного покрова — вблизи деревьев или кустов существуют фрагменты группировок лесного типа, а в удалении от них — тундрового типа. Сходным в какой-то мере типом структуры обладают фисташковые редколесья, по поводу которых А. А. Гроссгейм и Л. И. Прилипко (1929) высказывали предположение, что каждое дерево в них вместе с нижними ярусами нужно рассматривать как отдельное сообщество. Возможен другой подход к лесотундровым растительным группировкам, и мы склонны считать его более правильным. Синузии древесного или кустарникового ярусов оказывают влияние на синузии других ярусов на всем своем протяжении. Влияние это неравномерно не только в том отношении, что вблизи отдельных растений верхних ярусов оно сильнее, а вдали слабее, но и в том, что разные синузии по разному реагируют на это влияние. Некоторые синузии остаются фитоценотически самостоятельными почти на всей площади, занимаемой синузией древесного или кустарникового яруса. Другие же, наоборот, на всей этой площади испытывают эдификаторное влияние верхней синузии. Поэтому лесотундровые группировки имеют двойственный характер: с одной стороны, часть синузий объединяется в ассоциированное целое эдификаторной ролью синузий верхних ярусов, а с другой — фитоценотически самостоятельные синузии разобщают это целое. Такие группировки будут «комбинированными фитоценозами». Критерии фитоценологической классификации этих группировок, естественно, должны отличаться от критериев классификации тундровых и лесных образований.

Лесной (ные) типы растительного покрова. Эдификаторная роль синузий древесного яруса приводит к фитоценотической зависимости от нее всех других синузий. При уничтожении дре-

весного яруса рано или поздно происходит полная замена синузий нижних ярусов. Такие группировки имеют все признаки фитоценоза. Весьма возможно, что не все лесные группировки обладают в полной мере признаками фитоценоза, некоторые из них могут приближаться к комбинированным сообществам.

Наиболее общая характеристика взаимоотношений растений, растительных группировок и структуры растительного покрова Арктики и Субарктики приводится нами в таблице. Эта схема должна быть дополнена характеристикой типов растительности и их роли в сложении того или иного типа растительного покрова, что покажет их отличия от других зональных и незональных типов. Окончательные же критерии, как мы уже говорили, могут быть получены лишь при рассмотрении растительного покрова всей Земли.

Общая характеристика взаимоотношений растений в группировках и структуры зональных типов растительного покрова Арктики и Субарктики

	Типы растительного покрова			
	полярно-пустынный	тундровый	лесотундровый	лесной (ные)
Взаимоотношения растений и их группировок.	Преобладание диссоциированности[1] растений.	Преобладание ассоциированности растений.	Преобладание ассоциированности растений.	Преобладание ассоциированности растений.
	Преобладание диссоциированности синузий.	Преобладание диссоциированности синузий.	Ассоциированность одной части синузий, диссоциированность другой.	Преобладание ассоциированности синузий.
Формы группирования растений и структура растительного покрова.	Преобладание аггрегаций, наличие синузий.	Преобладание синузий.	Преобладание синузий.	Преобладание синузий.
	Преобладание конгломеративных объединений аггрегаций и синузий.	Преобладание агломеративных объединений синузий.	Преобладание комбинативных объединений синузий — комбинированных фитоценозов.	Преобладание ассоциативных объединений синузий — фитоценозов.
Основные единицы классификации растительного покрова.	Комплексы аггрегаций и синузий.	Комплексы синузий.	Комбинированные фитоценозы и их комплексы.	Фитоценозы и их комплексы.
Основные единицы классификации растительности.	Моносинузиальные.	Моносинузиальные.	Полисинузиальные и моносинузиальные.	Полисинузиальные (возможна классификация моносинузиальных).

В нашей работе мы предприняли попытку взглянуть на растительность с несколько другой точки зрения, чем общепринятая в настоящее время — с позиции самоорганизации группировок растений. Подобный подход к растительности не нов, его развивали многие исследователи прошлого, в частности И. К. Пачоский, но он не нашел достаточного признания при последующем развитии геоботаники. Мы сознаем, что большинство выдвинутых нами положений является дискуссионными, что многие детали не разработаны. Но мы считаем, что чисто фитоценологический подход к познанию закономерностей группирования и размещения растений явится только полезным и осветит такие стороны и черты растительности и растительного покрова, которые при других подходах не могут быть выявлены.

[1] Имеется в виду только ценотическая диссоциированность или ассоциированность растений.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1950). О содержании понятия «полярная пустыня» как тип растительности. Природа, 9. — Александрова В. Д. (1956). Растительность южного острова Новой Земли между 70° 56′ и 72° 12′ с. ш. Растит. Крайн. Севера СССР и ее освоение, 2. — Александрова В. Д. (1957). Экологические ряды растительных формаций в подзоне арктических тундр. Землеведение, IV. — Александрова В. Д. (1958). Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности. Тез. докл. 2-го Делегатск. съезда ВБО (май 1957), IV, Секц. флоры и растит., 2. — Александрова В. Д. (1964). Арктические тундры СССР. Доклад по опубл. работам, представл. к защите вместо диссертации. — Алехин В. (1924). Что такое растительное сообщество (растительное сообщество, как выражение социальной жизни у растений). — Алехин В. В. (1935). Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 5. — Алехин В. В. (1936). Растительность СССР в ее основных зонах. В кн.: Г. Вальтер, В. Алехин «Основы ботанической географии». — Блюменталь И. Х. (1956). К вопросу о классификации степей. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рожд. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. 2-е изд. — Быков Б. А. (1958). Морфологические, экологические, географические и генетические основы классификации фитоценозов. Тез. докл. 2-го Делегатск. съезда ВБО (май 1957), IV, секц. флоры и растит., 2. — Быков Б. А. (1960). Структура фитоценозов и значение ее изучения для познания и классификации растительности. Вопр. бот., 3. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Городков Б. Н. (1946). Опыт классификации растительности Арктики. Сов. бот., 1—2. — Городков Б. Н. (1947). Полярные пустыни и арктические тундры (сравнительное почвенно-ботаническое исследование). Бот. журн. СССР, 1. — Городков Б. Н. (1952). Происхождение арктических пустынь и тундр. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 8. — Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). Растит. Крайн. Севера СССР и ее освоение, 2. — Городков Б. Н. (1958а). Почвенно-растительный покров острова Врангеля. Растит. Крайн. Севера СССР и ее освоение, 3. — Городков Б. Н. (1958б). Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. Растит. Крайн. Севера СССР и ее освоение, 3. — Гроссгейм А. А. (1929). Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана. Тр. по геобот. обслед. пастбищ ССР Азербайджана, сер. А. Зимние пастбища, 1. — Гроссгейм А. А. и Л. И. Прилипко. (1929). Геоботанический очерк Карабахской степи. Тр. по геобот. обслед. пастбищ ССР Азербайджана, сер. А, 4. — Дохман Г. И. (1963). Синузиальное сложение фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XVIII. — Дылис Н. В. (1939). Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печорской тайги как отголоски ландшафта ледникового времени. Бот. журн., 4. — Дылис Н. В. (1964). Принципы построения классификации лесных биогеоценозов. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. — Дылис Н. В., Ю. Л. Цельникер и В. Г. Карпов. (1964). Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. — Кац Н. Я. (1936). Еще о сущности фитоценоза и о других вопросах фитоценологии. Сов. бот., 6. — Корчагин А. А. (1946). К вопросу о принципах классификации лесных группировок. Сб. научн. работы БИН'а, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). — Корчагин А. А. (1956). К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рожд. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В сб.: Растительность СССР, II. — Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 1. — Лавренко Е. М. (1954). Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история. Вопр. бот., 1. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника, I. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и северной Африки. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. — Мазинг В. В. и Х. Х. Трасс. (1963). Развитие некоторых теоретических проблем в работах эстонских геоботаников. Бот. журн., 4. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций (по материалам исследования чернично-вероничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). Растит. Крайн. Севера СССР и ее освоение. 4. — Норин Б. Н. (1958). Место лесотундры в системе растительных зон и проблема выделения лесотундрового типа раститель-

ности. Тез. докл. 2-го Делегатск. съезда ВБО 9—15 мая 1957 г., IV, секц. флоры и растит., 2. — Норин Б. Н. (1961). Что такое лесотундра? Бот. журн., 1. — Норин Б. Н. (1962). О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры. В сб.: Проблемы ботаники, 6. — Норин Б. Н. (1964). Проблема лесотундры и задачи ее комплексного стационарного изучения. Пробл. севера, 8. — Норин Б. Н. (1965). О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры. Бот. журн., 6. — Норин Б. Н. и А. Т. Рахманина. (1963). Взаимосвязь микроклимата и структуры растительного покрова в лесотундре. Бот. журн., 10. — Норин Б. Н., Н. Г. Солоневич и др. (1963). Задачи и основные направления исследований на лесотундровом стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Бот. журн., 5. — Пачоский И. К. (1921). Основы фитосоциологии. — Пачоский И. К. (1925). Социальный принцип в растительном царстве. Журн. русск. бот. общ., 10, 1—2. — Петровский В. В. (1961). Синузии как формы совместного существования растений. Бот. журн., 11. — Петровский В. В. (1962). Комплексные ассоциации в растительном покрове тундры и лесотундры. Пробл. бот. 6. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. В сб.: Растительность СССР, II. — Работнов Т. А. (1962). Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах. Пробл. бот., 6. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Раменский Л. Г. (1952). О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. Бот. журн., 2. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Самбук Ф. В. (1937). О классификации растительности тундровой зоны. Сов. бот., 2. — Сочава В. Б. (1930а). Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. Тр. Бот. муз. АН СССР, 22. — Сочава В. Б. (1930б). К фитосоциологии темнохвойного леса. Журн. Русск. бот. общ., 1—2. — Сочава В. Б. (1934). Растительные ассоциации Анабарской тундры. Бот. журн. СССР, 3. — Сочава В. Б. (1944). Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот., 1. — Сочава В. Б. (1945). Фратрии растительных формаций СССР и их филоценогения. ДАН СССР, XLVII, 1. — Сочава В. Б. (1948). К вопросу о содержании и методах геоботаники (по поводу статей А. А. Корчагина и А. П. Шенникова). Бот. журн., 2. — Сочава В. Б. (1958). Пути построения единой системы растительного покрова. Тез. докл. 2-го Делегатск. съезда ВБО (май 1957), IV, секц. флоры и растит., 2. — Сочава В. Б. (1963). Перспективы геоботанического картографирования. Геоботаническое картографирование. — Сочава В. Б. (1964а). Растительность. Физико-географический атлас мира. — Сочава В. Б. (1964б). Макет новой карты растительности мира. Геоботаническое картографирование. — Сочава В. Б (1964в). Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли. В сб.: Современные проблемы географии. — Сочава В. Б. и Б. Н. Городков. (1956). Арктические пустыни и тундры. Растит. покров СССР. Пояснит. текст к геобот. карте СССР, м. 1 : 4 000 000, 1. — Станюкович К. В. (1958). О принципах классификации растительности высокогорий. Тез. докл. 2-го Делегат. съезда ВБО (май 1957), IV, секц. флоры и растит. 2. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. — Сукачев В. Н. (1934). Что такое фитоценоз. Сов. бот., 5. — Сукачев В. Н. (1935). Терминология основных понятий фитоценологии. Сов. бот., 5. — Сукачев В. Н. (1938). Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. Растительность СССР, 1. — Сукачев В. Н. (1942). Идея развития в фитоценологии. Сов. бот., 1—3. — Сукачев В. Н. (1944). О принципах генетической классификации в биоценологии. Журн. общей биолог., V, 4. — Сукачев В. Н. (1954). Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. Вопр. бот., 1. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В кн.: В. Н. Сукачев, С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов — Методические указания к изучению типов леса. — Сукачев В. Н. (1961). Общие принципы и программа изучения типов леса. В кн.: В. Н. Сукачев, С. В. Зонн — Методические указания к изучению типов леса. Изд. 2-е — Сукачев В. Н. (1964). Основные понятия лесной биогеоценологии. В сб.: Основы лесной биогеоценологии. Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. — Тихомиров Б. А. (1946а). О значении избежавших плейстоценового оледенения частей Евразиатской Арктики для формирования ее флоры и растительности. Природа, 10. — Тихомиров Б. А. (1946б). К филоценогенезу некоторых растительных формаций арктической Евразии. Бот. журн., 6. — Тихомиров Б. А. (1947). Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичный период. Рефераты н.-и. работ за 1945 г. отд. биолог. наук АН СССР. — Тихомиров Б. А. (1949). Значение ангарских элементов в формировании флористического комплекса Евразийской Арктики. Тр. II. Всес. геогр. съезда, III. — Тихомиров Б. А. (1956). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рожд. — Тихомиров Б. А. (1962). Некоторые проблемы и аспекты в изучении жизненных форм растений Арктики. Пробл. бот., VI. — Трасс Х. (1964). Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии. В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. — Физико-географический атлас мира. (1964). М. — Шенников А. П. (1934а). Что такое геоботаника? (К методологии геоботаники). Бот. журн. СССР, 2. — Шенников А. П. (1934б). Выступление на дискуссии по докладу В. Н. Сукачева «Что такое геоботаника». Сов. бот., 5. — Шенников А. П. (1935). Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5. — Шенников А. П. (1937). Теоретическая геоботаника за последние 20 лет. Сов. бот., 5. — Шенников А. П. (1938а). Дарвинизм и фитоценология. Сов бот., 3. — Шенников А. П. (1938б). Луговая растительность СССР. Растит. СССР, I. — Шенников А. П. (1952). О некоторых способах критики теории развития растительности. Бот. журн., 5. — Шенников А. П. (1962). К созданию единой естественной классификации растительности. Пробл. бот., VI. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Ярошенко П. Д. (1953). Основы учения о растительном покрове. 2-е изд. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника (основные понятия, направления и методы).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

The objective of this work was to make more definite the meaning of the concepts «the type of vegetation» and «the type of vegetational cover» as applied to the Arctic and Subarctic zones.

The necessity of a single general system of phytocoenological (and geobotanical) concepts is pointed out. These concepts should be closely interrelated within such a system and should correct one another. From this standpoint the meaning and the span of such principal concepts as «edificator», «aggregation», «synusia», «phytocoenosis» are critically reviewed. On the basis of this discussion a new approach is proposed for the establishment of types of vegetation, types of vegetational cover and the discrimination between them. The type of vegetation should be distinguished according to the type of interrelation between plants, it is a phytocoenological unit. The type of vegetational cover is characterized by definite interrelations between groups of plants and by definite kinds of combinations of these associations; this is a geobotanical unit. The object of Geobotany is the study of the vegetational cover, while its branch, phytocoenology, is investigating the coenotic association of plants. In this work zonal types of vegetational cover of the Arctic and Subarctic zones are outlined. The criteria used for the definition of these types are tentative; it being possible to establish the ultimate criteria only examiny the vegetational cover of the Earth asawhole.

УДК (0.12) : 581.524.4 : 551.4(571.56)

В. Б. Куваев

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЯКУТИИ НА ЛАНДШАФТНОЙ ОСНОВЕ

С 5 рисунками

(Получено 28 VI 1965)

V. B. KUVAYEV. CLASSIFICATION OF THE VEGETATION OF THE SOUTHERN PART OF YAKUTIA ON THE LANDSCAPE BASIS

Территория Якутской АССР составляет более 3 млн кв. км — почти 2/3 зарубежной Европы и 1/7 СССР. Это одна из суровейших по климату областей планеты: хотя представления об Оймяконе как абсолютном полюсе холода оказались ошибочными (—72° против —89 — 90° в Антарктиде; см Русин, 1961), но по температурным амплитудам она не имеет себе равных (104° против 55—65° для Антарктиды). Тем более парадоксально наличие на этой территории, расположенной к северу от 56-й параллели, ландшафтов южного типа — степей, напоминающих песчаные пустыни тукуланов и т. д. Это свидетельствует о крупных нарушениях зональности в данной области. Естественно, что со времени 2-й экспедиции Беринга (Гмелин, 1736 г.) Якутия привлекала крупнейших исследователей, в том числе ботаников А. К. Каяндера, В. Н. Сукачева, В. П. Дробова, Р. И. Аболина и др. Тем не менее, составленные на современном уровне сводки по флоре и растительности для Якутии в целом отсутствуют, если не считать очень краткого Конспекта флоры Якутии М. Н. Караваева (1958) и также кратких, очень устаревших публикаций В. Л. Комарова (1926, 1927) по растительности.

В данной работе мы касаемся растительности южной части Якутии. Последняя — не административная и не физико-географическая единица. Упоминавшиеся степи, тукуланы и другие уникальные ландшафты Якутии свойственны преимущественно центральной ее части, которую И. П. Герасимов (1952, 1961) определил как «палеогеографический реликт». Реликтовая природа сохранилась здесь за счет изоляции благодаря обрамлению поднятиями значительных высот, что обусловило существование на этой территории сверхконтинентального климата и тому подобных природных особенностей. Геологическая история Центральной Якутии и ее обрамления различна, но без последнего не было бы своеобразной якутской природы — она исчезла бы, как исчезла в других областях на тех же широтах. Это дает повод рассматривать южную часть Якутии как известное единство. По ее растительному покрову накоплены многочисленные данные (Работнов, 1935б, 1936 и др.; Шелудякова и др., 1954; Караваев, 1955, 1958, 1964 и др.; Шелудякова, 1957, 1962; Щербаков, 1964, и др.); особое значение имеют исследования почвенно-растительного покрова как одной из составляющих ландшафта (Аболин, 1929; Работнов, 1933, 1935а, 1935б; Зольников, 1958; Караваев, 1959; Зольников и др., 1962, и др.).

Поскольку обзор растительности всей упомянутой территории невозможен в рамках данной статьи, остановимся на некоторых особенно показательных явлениях в ее растительном покрове. В Центральной Якутии прежде всего привлекают внимание аласы (рис. 1). На Лено-Амгинском междуречье водную растительность аласных озер в типе образует *Scirpus lacustris* L., *Nuphar pumilum* DC., *Polygonum amphibium* L.; обводненные заросли по их окраинам из *Glyceria maxima* Holmb., реже *Scolochloa festucacea* Link, а на почти необводненных берегах крупные осоки — *Carex acuta* L., *C. vesicata* Meinsh. и др. При усыхании озера на освобождающемся от воды днище возникают луга, вначале из-



Рис. 1. Зарождающийся алас по левому берегу р. Амги в 18 км ниже сел. Амга (стадия былар).

быточно увлажненные (асс. Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. — Potentilla anserina), затем, по мере обсыхания и увеличения концентрации почвенных солей — умеренно влажные солончаковатые, большей частью с господством лисохвоста вздутого (от Alopecurus ventricosus Pers.—Carex orthostachys C. A. M. до A. ventricosus — Potentilla anserina) или ячменя короткоостого *Hordeum brevisubulatum* Link. Нередко засоление приобретает очень широкие размеры; при этом образуются целые поля пухлых солончаков, покрытые словно снегом, чисто белой коркой солей (рис. 2). На солончаках возникают гречишники из *Polygonum sibiricum* Laxm., галофитные группировки маревых — *Suaeda corniculata* (C. A. Mey.) Bge., *Salicornia herbacea* L., *Atriplex* spp. Но особенно распространены здесь Tenuiflorae-Atropideta, а при интенсивном воздействии выпаса и саранчовых — полынники из *Artemisia jacutica* Drob., *A. sieversiana* Willd. и, наконец, заросли *Carex duriuscula* C. A. Mey. Эта растительность развивается с возникновением солонцеватых почв. На более повышенных и вымываемых участках сухого пояса распространены Repenrti-Agropyreta.

В силу обычной бесточности аласных котловин рассоление их — процесс спорадический. Этим и морозобойностью объясняется трудность поселения в них древесной растительности и кустарников. Лишь в очень старых аласах местами возникают остепненные березняки, затем остепненные лиственничники. Лучше этот процесс изучен на аласах в бассейне Вилюя; здесь смены имеют такую последовательность: растительность

солонцов → *Juniperus sibirica* Burgsd.→*Picea oborata* Ledeb.→*Larix dahurica* Turcz. (Дробов, 1916; Пермякова, 1961, и др.)

Второй пример — тукуланы, ландшафты развеиваемых песков, сходные с песчаными пустынями; первые их описания даны почти одновременно С. С. Кузнецовым (1927, 1929), С. В. Обручевым (1928) и А. А. Григорьевым (1929, 1930). Тукуланы распространены гораздо менее, чем аласы: основные районы их развития — правобережье и особенно левобережье Вилюя и область блужданий рр. Тюнга и Линдэ. Тукуланы простираются на десятки, иногда сотни километров. Слагаются они древнеаллювиальными перемытыми песками юры и мела мощностью 40—80 м. В центральных частях тукуланов характерно наличие дюн и разрушающихся барханов. Характер растительности зависит от степени закрепленности песков.



Рис. 2. Содовый солончак в аласе слева от Амгинского тракта на 65-м километре.

На незакрепленных песках первой стадией являются куртины *Polytrichum piliferum* Hedw.; за ними следуют несомкнутые группировки степных растений — *Carex melanocarpa* Cham. ex Trautv., *Koeleria gracilis* Pers., *Festuca lenensis* Drob., *Thymus serpyllum* L. s. l., много *Silene* (*jenisseensis* Willd.?), *Polygonum laxmanni* Lepech. Особую стадию составляют заросли кустарников, преимущественно кедровника *Pinus pumila* Rgl.

На полузакрепленных песках распространены сосновые редины с цетрариями и *Cladonia gracilis* Willd. и редколесья (Pinus silvestris L.—P. pumila Rgl.)—Cetraria nivalis Ach.+Cladonia amaurocraea Schaer.+Polytrichum piliferum.

Закрепленные пески окончательно завоевываются сосной, образующей редкостойные боры — кладониево-цетрариевые с *Pinus pumila*, лишайниково-толокнянковые, ритидиевые с несомкнутым покровом *Rhytidium rugosum* Kindb., толокнянковые. В понижениях появляются сфагновые лиственничники с кустарниковым березками.

Для тукуланов на материковых песках правобережья Вилюя характерны арктоальпийцы — *Loiseleuria procumbens* Desv., *Juncus triglumis* L. и др. (Работнов, 1935а); повсеместен кедровник, типичный горный кустарник. Их наличие указывает на формирование тукуланов в очень суровый период, когда альпийские виды широко распространились на равнинах. Несмотря на их крайнее своеобразие, тукуланы следует относить к реликтовым пустынным ландшафтам, как предлагает Обручев (1928), отмечающий наличие на них каменных двугранников, типичных для пустынь вообще. Т. А. Работнов (1935а) и М. Н. Караваев предполагают, что тукуланы — реликт пустынь ксеротермического периода.

Тукуланы и фрагменты степей предваряют зоны, расположенные далеко к югу от Якутии. Северные зоны в известной мере предваряются такими ландшафтами, как наледи или тарыны — длительно не стаивающие или перелетовывающие скопления льдов, которые возникают вследствие полного промерзания речных водотоков и других причин. Наледи на коренных берегах Лены в пределах Центральной Якутии образуются на выходах подмерзлотных вод; растительность их описана В. А. Шелудяковой (1957, 1961). При экспансии наледи древостой захваченного ею сообщества отмирает из-за чрезмерно длительного нахождения почвы подо льдом; период оттаивания, когда деревья могут вегетировать, оказывается недостаточным для поддержания их жизни. В этот период под сухим древостоем почти невозможно отыскать высшие растения, все занимает мощный покров из видов *Aulacomnium* (рис. 3). На равнинах этой стадии соответствует ассоциация Larix dahurica Turcz.—Aulacomnium turgidum Schwaegr. (Sphagna greg.). Ближе к наледи ее сменяют разнотравные березняки из березы плосколистной *Betula platyphylla* Sukacz. с участием даурской лиственницы; в их травостое преобладают *Calamagrostis langsdorffii* Trin., *Carex schmidtii* Meinsh. и обильны орхидные — *Orchis fuxii* Druce, *Herminium monorchis* R. Br., *Cypripedium guttatum* Sw., *C. calceolus* L. Далее располагаются тальники из постепенно уменьшающейся в размерах *Salix rhamnifolia* Pall. non Nas. (*S. chlorostachya* Turcz.). Затем следуют заросли «сибиктэ» — *Equisetum variegatum* Schlecht.; в заболоченных ложбинах пышно цветет *Iris laevigata* Fisch. Непосредственно у окраины льда находится обнаженный субстрат или почва на тех или иных стадиях формирования.



Рис. 3. Погибший лиственничник с аулакомниевым покровом у наледи по р. Мэвки (бассейн Хунхады, Западное Верхоянье).

Горные наледи («наледные поляны») у южных пределов Якутии (Становое нагорье, Становой хр.) следует считать, по В. С. Преображенскому (1959), реликтами позднеледниковья. В отношении связанных с выходами подмерзлотных вод наледей горного Северо-Востока Якутии и особенно Лено-Вилюйской равнины, возможно, прав Д. М. Колосов (1938), расценивающий их как зачаточный тип современного оледенения. Характер этого оледенения резко отличен от оледенения плейстоцена,

имевшего место в иных климатических условиях. Климатические изменения на Лено-Вилюйской равнине в самый последний период должны вести к регрессии наледей, и порядок смен на них скорее обратный сравнительно с изложенным.

Территориально на равнинах Якутии господствуют ландшафты э л ю в и а л ь н о - д е л ю в и а л ь н о г о р я д а. Проходящие совместно процессы выветривания материнских пород in situ и сноса распыленных продуктов выветривания определяют формирование этих ландшафтов на выровненных и холмистых водоразделах. Их пространства заняты различными типами боров и тайги и их производными. Сглаженность макрорельефа, обширность его элементов вуалируют его роль как фактора в генетических сменах, особенно ярко раскрытую работами Каулса (Cowles, 1901). На первый план выдвигаются эдафические факторы. Естественно, это отражается на характере рядов, который здесь сильно уклоняется от рядов, описанных ранее, прежде всего тем, что территориальная преемственность здесь далеко не всегда выражена. Многие стадии имеют антропогенное происхождение. Но основная черта охарактеризованных выше рядов — развитие типов и их преемственность — налицо и здесь.

По характеру почвогрунтов в полосе аласнотаежного ландшафта выделяются ряды II и III порядка.

А. Ряд песчаных и супесчаных бескарбонатных (слабокарбонатных) почв — боровой. Два ряда III порядка: а) сосново-боровой на песчаных бескарбонатных почвах, б) лиственнично-боровой на суглинисто-супесчаных слабокарбонатных почвах.

В. Ряд мерзлотно-таежных карбонатно-суглинистых почв — лиственнично-таежный остепняющийся. Ряды III порядка: а) брусничной тайги на осолодевающих карбонатно-суглинистых почвах; б) моховой тайги на карбонатно-суглинистых поверхностно-заболачивающихся почвах; в) лиственнично-березовых лесов на слабокарбонатных суглинисто-супесчаных остепняющихся почвах.

С. Ряд солонцово-черноземных и солончаковатых почв — формации чарана: а) ковыльно-типчаковый ряд на солонцово-черноземных почвах; б) мятликово-полевичный ряд на солончаковато-черноземных почвах.

D. Ряд бескарбонатных суглинисто-супесчаных почв — багульниково-таежный заболачивающийся.

Таким образом, если в случае аласов, наледей и прочих образований эколого-генетические ряды в сущности совпадают с э к о л о г и ч е с к и м и р я д а м и В. В. Алехина (1923—1924), в случае тукуланов и тому подобных единиц ландшафта сближаются с с е р и й н ы м и сообществами в трактовке З. В. Карамышевой (1961), то при наличии элювиально-делювиального ряда, ряды II и III порядков могут сравниваться с о ч е т а н и я м и в понимании Е. И. Рачковской (1963), поскольку они развиты на генетически разнородных поверхностях.

Объем данного сообщения позволяет подробнее рассмотреть лишь один из рядов III порядка в качестве иллюстрации. Типология таежных лесов более ясна; поэтому остановимся на боровых лесах, типологически освещенных не так отчетливо. Р. И. Аболин (1929) объединял сосновые, сосново-лиственничные и лиственничные боры в «боровую тайгу». Многими после Аболина все сосновые леса выделялись в боровые, лиственничные же целиком относились к таежным. Изучая леса Южной Якутии, Л. Н. Тюлина (1957) пришла к выводу, что большинство тамошних сосновых лесов следует относить к тайге. На юго-западе Якутии нами (Куваев, 1957) отмечались сосновые леса как боровые, так и таежные. За последними и следовало бы оставить название боровой тайги; в Центральной Якутии она отсутствует. При разграничении боровых и таежных лесов мы использовали следующие признаки (табл. 1).

Лиственнично-боровой ряд — непосредственное продолжение сосново-борового. Касаясь существования на одной территории сосновой, сосново-лиственничной и лиственничной «боровой тайги», Аболин (1929)

ТАБЛИЦА 1

Р а з г р а н и ч и т е л ь н ы е п р и з н а к и б о р о в ы х и т а е ж н ы х л е с о в

Элемент биогеоценоза	Боры	Тайга
Почвы.	Бескарбонатные нейтральные боровые, песчаные (супесчаные); мерзлота глубже 1.5 м.	Мерзлотно - таежные карбонатно-суглинистые, реже бескарбонатные суглинисто-супесчаные глееватые; глубина мерзлоты ⩾ 1 м.
Древостой.	Разреженные (0.3—0.5 м), низкоствольные (10—12 м), сильно сбежистые.	Более сомкнутые (от 0.4—0.5 м), высокоствольные (15—17 м), возгонистые.
Подлесок.	Очень редкий, со *Spiraea media* F. Schmidt и т. п.	Сомкнутость 0.2—0.3 (Parvo-Betuletae, *Lonicera* и др.).
Травяно-кустарничковый покров.	*Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa* Hult., *Phlox sibirica* L., *Aquilegia parviflora* Ledeb., *Scorzonera* spp.	*Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Pyrola incarnata* Fisch., *Lathyrus humilis* Fisch.
Заменяющие виды.	*Arctostaphylos uva-ursi* L., *Festuca jacutica* Drob., *Vicia multicaulis* Ledeb., *Carex melanocarpa* Cham. ex Trautv.	*Arctous erythrocarpa* Small, *Festuca pseudosulcata* Drob., *Vicia amoena* Fisch., *Carex vanheurckii* Muell.
Напочвенный покров	*Polytrichum piliferum*, *P. iuniperinum* Hedw., *Cetraria cucullata* Ach., *C. laevigata* Rass.	*Aulacomnium* spp., *Ptilidium ciliare* Hampe, *Peltigera aphthosa* Willd.

объясняет это вытеснением лиственницы сосной. Но, во-первых, топологически ряды сосновых и лиственничных боров хотя и близки, но вполне различимы: сосновый ряд занимает высшие элементы рельефа, лиственничный располагается обычно непосредственно за ним ниже по склону. Во-вторых, в Центральной Якутии перевес имеет не сосна, а лиственница. Сосна здесь занимает изолированные, наиболее благоприятные участки ограниченных размеров и производит впечатление породы реликтовой; к тому же здесь она близка к северо-восточному пределу ареала. Лиственница же на данной территории — порода, конкурентно наиболее мощная, и это позволяет ей вытеснять сосну даже с ее исконних боровых обитаний. Лишь в самый последний период в Центральной Якутии возникли условия, создающие перевес для сосны, но пока это едва ли могло заметно отразиться на строении древостоев.

В лиственнично-боровом ряду насчитывается 8 типов.

1) К л а д о н и е в ы й л и с т в е н н и ч н ы й б о р на песчано-супесчаных, реже легкосуглинистых грунтах. Тип с наиболее отчетливыми боровыми чертами. В древостое сосна примешана к лиственнице в значительном количестве (иногда до половины). Сомкнутость 0.3, высота 8—12 (17) м. Под пологом леса наиболее важны *Cladonia alpestris* Rabh., *C. rangiferina* Web., *Cetraria cucullata*.

2) Л и ш а й н и к о в о - т о л о к н я н к о в ы й б о р. Тип, ведущий начало от лишайниковых лиственничных и лишайниково-толокнянковых сосновых боров. Состав древостоя 8Л2С, сомкнутость 0.3—0.4. Различимы 2 подтипа — коренной с кустистыми кладониями и послепожарный с цетрариями и *Limnas stelleri* Trin., на песчано-супесчаных, иногда слабо вскипающих почвах.

3) Т о л о к н я н к о в ы й б о р — наиболее распространенный, послепожарный тип. Почвы боровые слабооподзоленные (слабоосолоделые), реже примитивные боровые, сравнительно с почвами толокнянковых сосновых боров более мелкопесчаные. В древостое умеренная примесь сосны, сомкнутость его 0.3 (0.5), высота 14—17 м.

4) Бруснично-толокнянковый бор. Близок к 3-му типу, но занимает несколько утяжеленные супесчаные (суглинистые) невскипающие почвы осолодевающего (?) ряда с повышенным уровнем мерзлоты. Состав древостоя 9Л1С, высота (12) 14—16 (21) м при диаметре 14—20 см. Повышается участие трав (*Pulsatilla flavescens* Juz., *Limnas stelleri* и др.). В напочвенном покрове сочетание и общее покрытие зеленых мхов, кладоний, цетрарий очень сильно колеблется.

5) Бруснично-овсяничный бор. Стадия, возникающая за бруснично-толокнянковым бором при дальнейшем утяжелении механического состава почв и представляющая один из переходов к таежным типам. Почвы близки к мерзлотным дерноволесным палевым, нередко вскипают. Состав древостоя 10Л+С+Б или 10Л, сомкнутость 0.3—0.6, высота до 21 м. Иногда редкий I ярус образует сосна, сомкнутый II ярус — лиственница. Трав еще больше, чем в 4-м типе: *Festuca jacutica* — cop.$_1$, *Scorzonera* spp. и др. Появляются таежные элементы — *Ledum palustre*, *Pyrolae*. Напочвенный покров не сомкнут.

6) Остепненный бор. Тип, связанный в своем происхождении с предыдущим; с равным основанием его можно относить как к тайге, так и к борам. Почвы мерзлотнотаежные дерноволесные палевые на карбонатных легких суглинках. Состав древостоя 10Л, сомкнутость 0.5 и более, высота до 20—25 м при диаметре до 35 см. Кустарнички практически отсутствуют, покрытие трав 50% (*Limnas stelleri*, *Bromus sibiricus* Drob., *Aquilegia parviflora* Ledeb., *Festuca jacutica*, *Pulsatilla flavescens* [Zucc.] Juz.). В напочвенном покрове *Rhytidium rugosum* Kindb. имеет покрытие порядка 5%.

7) Толокнянково-овсяничный березняк возникает на месте уничтоженных лиственничных боров с более тяжелыми почвами (типы 5-й и 6-й), поскольку на легких почвах возобновление идет лиственницей. Почвы переходные от почв под лиственничными борами к лесолугостепным, вскипающие. В древостое — единичная примесь лиственницы.

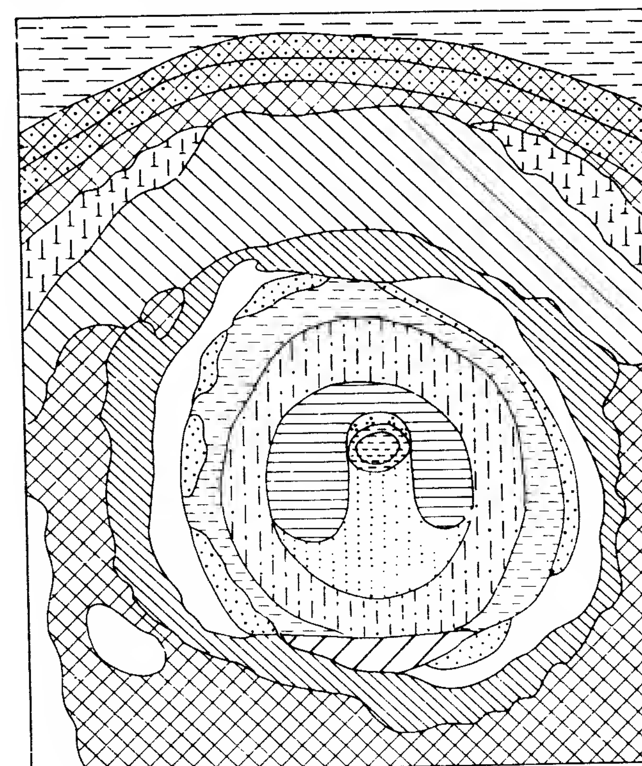
8) Мелкотравно-полынная степь — Artemisia commutata pubescens—Festuca jacutica+Koeleria gracilis—Potentilla nivea v. arenosa. Ее возникновение — следствие неоднократных пожаров, рубок и усиленного выпаса в борах с песчаными почвами. Это крайняя степень деградации в боровом ряду. Участки таких степей располагаются поблизости от селений.

Таким образом, в процессе приближения местности к базису эрозии, по мере накопления мелкозема, минеральных солей, подвижных органических соединений, вымываемых с вышележащих местоположений, боровые сообщества все более приближаются к таежным. Утяжеляется механический состав почв, меняется характер их увлажнения, повышается уровень мерзлоты. Накопление углекислых солей ведет к появлению вскипания. Все более пышно развиваются травы, способствуя дальнейшему обогащению почвы органическими веществами. Почвы борового ряда преобразуются в мерзлотнотаежные палевые. Древостой становится более рослым и сомкнутым, сосна в нем постепенно исчезает; под его пологом роль боровых растений постепенно сходит на нет, появляются таежные элементы. Лишь по исчезновению таких индикаторов боровых обитаний, как толокнянка, сибирский флокс, камнеломка колючая удается уловить переход от боровых типов к таежным. При непрекращающемся интенсивном воздействии человека этот естественный процесс сменяется формированием мелколиственных и безлесных типов.

Эколого-генетические ряды,[1] отдельные примеры которых были приведены, являются целостными; стадии их генетически связаны и иногда, в случае аласов и тому подобных образований, проходят на глазах одного

[1] Более точным было бы название «сукцессионный ряд»; мы следуем термину, укрепившемуся в отечественной литературе. В отличие от термина «топоэкологический ряд» (Юнатов, 1964), здесь внимание заостряется на генетической преемственности стадий.

поколения людей. Пояса растительности в аласах напоминают концентрические волны, разбегающиеся от предмета, упавшего в водоем (рис. 4). Преемственность сообществ, слагающих пояса, и смена одних поясов другими во времени ни у кого не вызывала сомнений. И тем не менее при классификации растительности последняя обычно расчленяется по до-



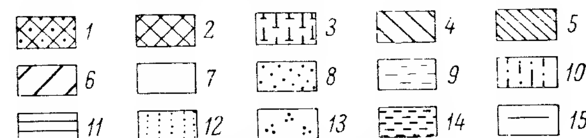


Рис. 4. Схема поясности в аласе Намтатах (Лено-Амгинское междуречье).

Пояса с преобладанием: *1 — Artemisia jacutica, Carex duriuscula, 2 — Artemisia jacutica, 3 — Agropyron repens, 4 — Poa pratensis, Carex duriuscula, 5 — Polygonum sibiricum, 6 — Poa palustris, 7 — Puccinellia tenuiflora, 8 — Alopecurus ventricosus, 9 — Potentilla anserina, 10 — Beckmannia syzigachne, Potentilla anserina, 11 — Alopecurus aequalis, 12 — Glyceria maxima, Beckmannia syzigachne, 13 — Ranunculus foeniculaceus, 14 — Potamogeton perfoliatus, 15 —* сообщества внеаласных территорий.

минантам господствующих ярусов и другим признакам, но не по родственным связям между типами. До определенной стадии только подобный подход оправдывается необходимостью изучить растительные сообщества сами по себе, без чего невозможен переход к исследованию их генезиса. С переходом к генетической классификации эколого-ценотические подразделения, видимо, по-прежнему будут сохранять свое значение для решения ряда проблем, в том числе для составления обзоров растительности.

Но совмещение эколого-ценотического подхода с генетическим принципом едва ли возможно (хотя подобные попытки в последнее время намечаются — см. Куркин, 1965). Так, генетически связанные звенья целостного аласного ряда при обычной классификации разрываются и разносятся по рубрикам: «прибрежная и водная растительность», «луга»,

«степи» и т. д. или же ряд целиком относится к одному из этих типов — луговому или степному. При этом совершенно уничтожается представление о генетической преемственности биогеоценозов и об их естественных сочетаниях. А. П. Шенников (1962) вообще отклонил идею создания генетической классификации растительности. Исключительность такого подхода и его результаты издавна не удовлетворяли многих геоботаников, тем более, что отечественная фитоценология и типология лесов в своих истоках были связаны именно с идеей генезиса (Пачоский, 1891; Морозов, 1920, и др.). Попытки использовать эколого-генетические ряды при описаниях растительности в отечественной литературе были неоднократными (Крашенинников, 1921; Иванова и Крашенинников, 1934; Дохман, 1936, 1937, 1954; Козлова, 1963), но метод рядов не стал основой классификации в отечественной геоботанике, поскольку он расценивается более как ландшафтный, чем геоботанический. Но исключают ли друг друга ландшафтная и геоботаническая классификации?

В последние десятилетия ученые разных профилей настойчиво стремились объединить ландшафтные и ботанико-географические категории — географы (Passarge, 1929а, 1929б; Neef, 1962, и др.), почвоведы (Полынов, 1925, 1946), ботаники (Сочава, 1944, 1945 и др.; Титов, 1961, и др.). Эта тенденция отчетливо выявилась на конференции по геоботаническому районированию СССР в Москве (в декабре 1964 г.). Особенно прочная основа для этого направления в отечественной науке была создана В. Н. Сукачевым, разработавшим учение о биогеоценозах. Географы в качестве неделимой единицы ландшафта установили фацию, понятие которой в геоботанике было предложено в 1935 г. Л. Г. Раменским. В. Н. Сукачев (1949) признал весьма близкими понятиями биогеоценоз и фацию в трактовке Н. А. Солнцева (1949), однако он не согласился с их полным отождествлением, считая фацию понятием более широким; к такому же выводу пришла и Е. А. Галкина (1965), исследуя растительность болот. Но Солнцев (1949) пишет: «Маленькую начальную западину, где уже появилось несколько различных фаций (разрядка наша, — *В. К.*), мы относим к категории географических звеньев». В таком понимании разница между биогеоценозом и фацией исчезает, элементарные единицы ландшафтной и геоботанической классификаций сливаются; к такому выводу приходят и специалисты по типологии ландшафтов (Глазовская, 1964), и геоботаники, анализировавшие соотношения между биогеоценозом и ландшафтными единицами (Исаченко, 1956). Отсюда мы вправе добиваться совпадения и единиц более высокого ранга, что в сущности уже имеет место в картографических работах на основе аэрофотосъемки. Одно из преимуществ шкалы биогеоценоз—тип биогеоценоза—эколого-генетический ряд усматривается нами в том, что в ней осуществлен ландшафтный подход к установлению классификационных единиц. Поэтому содержанием классификации становятся действительно существующие в природе сочетания этих единиц. Второе преимущество — в принятии динамико-генетического принципа классификации: типы биогеоценозов объединяются не по морфологическому сходству, а по происхождению один от другого на данном биотопе. Это направление в США разрабатывали многие исследователи (Cowles, 1901, 1911; Whiteford, 1901; Clements, 1916, 1949, и др.), но у нас оно не достигло широкого распространения. Отставание в этой области отмечено В. Д. Александровой (1965). Сукачев (1965) признает генетическое родство ассоциаций в сукцессионном ряду, хотя классифицировать биогеоценозы [1] считает более правильным по сходству процессов превращения вещества и энергии. Заметим, что «эдафо-фитоценотические ареалы»

[1] Изучение биогеоценозов многопрофильно (исследования материнских пород, почв, растительности, фауны, микрофлоры и т. д.) и пока может практиковаться главным образом в стационарных условиях. Однако и при маршрутных исследованиях должен рекомендоваться биогеоценотический подход к изучению природных единиц, при котором более детально исследуются не только растительность и почвы, но и прочие компоненты биоценоза и среды.

на «кресте» Сукачева (1938) не могут отождествляться с эколого-генетическими рядами: в последних каждый последующий тип биогеоценоза — следствие развития предыдущего на занимавшейся им территории и одни типы растительности возникают из других, морфологически подчас совершенно несходных. При этом мы не входим в рассмотрение разных типов смен, что уже сделано А. А. Ниценко (1965). Подчеркнем лишь, что следствием этих различий является различный характер рядов; общее для них — лишь развитие и преемственность входящих в данный ряд типов.

Развитие рядов определяется суммой природных и антропогенных факторов, среди которых особое значение имеют экзодинамические и прежде всего рельеф. Так, процессы усыхания водоемов и засоления почв, определяющие смены растительности в аласном ряду, обусловлены развитием аласных котловин как формы рельефа: изменение седиментации, обсыхание почвогрунтов и другие почвенные процессы, вызывающие смены типов в аллювиальном ряду, определяются генезисом речных террас и т. д. Совокупность факторов обусловливает тип процесса и смены в данном ряду. Сочетание достаточно однородных рядов, связанных с определенной литогенной основой на территории, пережившей сходную историю, и имеющих определенную последовательность типов в растительном покрове, представляет тип ландшафта. Он может считаться типологической единицей, вышестоящей по отношению к ряду; тип ландшафта близок к геоботаническому ландшафту в понимании Г. И. Дохман (1954 и др.).

На такой обширной и неоднородной территории, как южная часть Якутии, факторы, определяющие тип процесса, и, следовательно, характер рядов, не могут быть одинаковы. Поэтому и сами ряды и типы ландшафтов, как их совокупности, меняются в различных регионах. Но в пределах одного правильно выделенного региона ряд остается примерно одинаковым; одинаков будет и тип ландшафта, соответствующий региону. Отсюда для применения предлагаемого метода классификации очень важно расчленение территории на возможно более естественные крупные регионы. При выделении их необходимо в равной мере учитывать рельеф, материнские породы, данные мерзлотного режима, климатические показатели и прочее, и как итог этих показателей — почвенно-растительный покров.

Наземные маршруты и обзор с самолета дают материал для расчленения южной части Якутии на ландшафтные полосы,[1] группирующиеся вокруг ее центральных районов; эти полосы, несмотря на их крупные размеры, выделы локальные, так как их возникновение связано с исключительным характером условий центрально-якутской котловины. Не являясь чисто зональными выделами, они не тождественны полосам, выделяемым в «Геоботаническом районировании СССР» (1947).

По недостатку места при перечислении полос мы упоминаем лишь некоторые главнейшие их особенности.

1) Аласнотаежная полоса центральной части Лено-Вилюйской равнины. На песчано-галечных четвертичных толщах залегают лёссовидные карбонатные суглинки с пластами ископаемых льдов, обусловливающих возникновение аласов. Температурные минимумы достигают —63, —66°,[2] максимумы 38°; осадков в среднем 212 мм, дней с суховеями до 23.2. Температурный режим близок к степной зоне Казахстана; на основной территории полосы показатель увлажнения $\frac{p}{f}$[3] равен 0.44—0.55, т. е. соответствует засушливой зоне Крыма (здесь и далее по Шашко, 1961). В растительности специфичны

[1] Термин «полоса» принимается лишь из-за отсутствия более удачного; больших осложнений его применение не должно вызвать, поскольку для обозначения зональных выделов он не получил широкого распространения. Выделы такого же ранга при другой конфигурации могут называться ландшафтными регионами.

[2] Метеорологические показатели приводятся для междуречий.

[3] p — годовая сумма осадков; f — испаряемость за год (Шашко, 1961, и др.).

солончаковатые луга и солонцеватые степи аласов, долинные степи (дёбуны) и другие, лесостепные комплексы с березой (чаран), лиственничные боры и т. п.

2) Мелкодолинно-таежная полоса периферической части Лено-Вилюйской равнины. Широко распространены небольшие безрусловые долины, занятые осоковыми и вейниково-осоковыми кочкарниками, кустарниками и т. п. Днища особенно морозобойны и потому безлесны. Господствуют песчаники, пески и другие породы юры; широко развитой аллювиальной деятельности здесь не было, ископаемые льды и аласы отсутствуют. Температурные минимумы в среднем —60°, лето прохладнее (средняя из максимальных температур 33°), осадков 226 мм; соответственно возрастает показатель увлажнения (0.55—0.77), по которому полоса относится к полузасушливой зоне. Для растительности помимо сообществ в мелких долинах характерны арктоусовые лиственничники, злаково-полынные луга в остепненных логах и т. д.

3) Холмистотаежная полоса Южно-Якутского плато и верхневилюйских поднятий. Сложенные нижнепалеозойскими известняками, красноцветными глинами и другими породами, холмы до 350—400 м высоты, на юге до 700 м. Леса господствуют не только на холмах, но и на днищах узких долин. Климат более мягок; абсолютные его показатели и здесь очень суровы. Абсолютные минимумы в среднем —60°, летние максимумы до 36°. Годовые осадки 360 мм. По величине показателя увлажнения (0.77—1.0) полоса относится к полувлажной, а юго-восток ее (1.0—1.33) даже к влажной зоне. В растительности появляются породы темнохвойной тайги; широко распространены мари по днищам долин и т. д.

4) Горнотаежная полоса Алданского нагорья. Среднегорная страна; сопки 700—800 м высотой из гнейсов и сланцев архея облесены доверху; встречаются отдельные высокогорные группы — молодые гранитные и сиенитовые интрузии (Зап. Янги и др.). Климат суровее, чем в предыдущей полосе: абсолютные минимумы —61, —64°, максимумы до 34°. Условия увлажнения соответствуют избыточновлажной зоне (годовые суммы осадков 450 мм, $\frac{p}{f} > 1.33$); но климат в целом очень суров, поскольку входит в холодный подпояс с $\sum t^\circ > 10^\circ = 400—1200^\circ$. В растительности существенна сосновая тайга; своеобразны таежные ельники с золотистым рододендроном *Rhododendron aureum* Georgi, кедрачи с пихтовым стлаником *Abies sibirica* f. *humistrata* и т. д.

5) Таежногольцовая полоса Станового хребта. Господствующие протерозойские гнейсы прерываются древнейшими интрузиями белых гранитов. Высоты значительны (1500—1600, до 2520 м), обширны безлесные пояса. Некоторый доступ океанических влияний смягчает климат: абсолютный минимум в Нагорном —56° (но в Токо —65°!), среднее из температурных максимумов 33°. Годовых осадков до 562 мм; показатель увлажнения на северном макросклоне и северно-восточной части хребта — 1.33, на южном макросклоне и в западной части хребта 1.0—1.33. Сырым климатом и отсутствием карбонатных пород обусловлено существование сфагновых и вообще сырых моховых лиственничников на глеевых тиксотропных почвах. По долинам полосы аянских ельников (*Picea jezoensis* Carr.), у верхнего предела лесов рощицы *Betula ermanii* Cham. s. l., горные тундры с *Rhododendron dahuricum* L., *Cassiope ericoides* (Pall.) D. Don и др.

6) Лесотундрогольцовая грядовая полоса внешнего склона Верхоянской дуги. Альпийский рельеф в мезозойском складчато-глыбовом сооружении Верхоянского хребта выражен резче, чем в «Становике». Важны бескарбонатные песчаники и темноцветные сланцевидные породы перми. Климат определяется противоречивыми влияниями — ослабленными океаническими, с одной стороны, и влиянием Оймеконской и Верхоянской впадин, с другой.

Осадков 324 мм (на больших высотах до 1000 мм; см. Клюкин, 1959, 1960). По показателю увлажнения полоса относится к влажной зоне (1.0—1.33). Средний из температурных минимумов —60°, из максимумов 32°; на

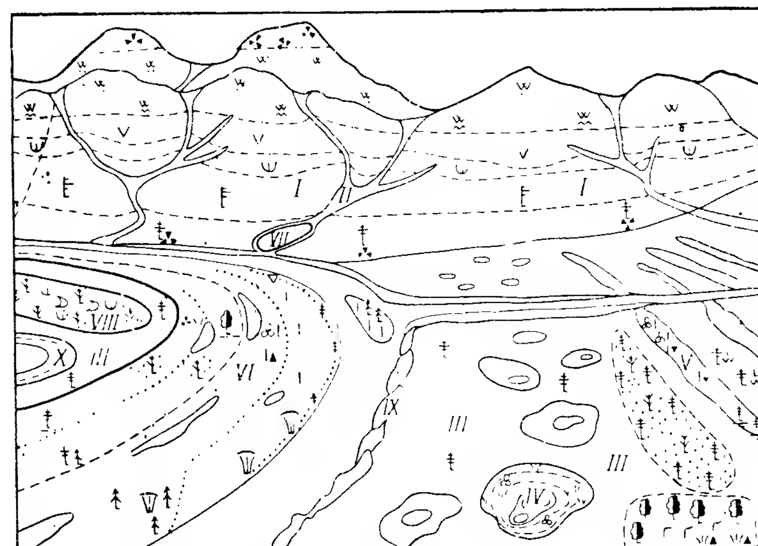




Рис. 5. Схема размещения на местности основных эколого-генетических рядов южной части Якутии.

Эколого-генетические ряды

I — деструкционный.
II — эрозионно-аллювиальный (горноречной).
III — элювиально-делювиальный (водораздельный).
IV — аласный.
V — делювиальный (мелкодолинный).
VI — равнинный аллювиальный.
VII — наледный (тарыны).
VIII — дефляционный (тукуланы).
IX — приречно-эрозионный.
X — озерно-аллювиальный.

Ландшафтно-ботанические типы

1 — холодные каменные пустыни, *2* — лишайниково-кустарничковые горные тундры, *3* — мохово-кустарничковые тундры, *4* — ерниковые тундры, *5* — заросли кедрового стланика, *6* — горнотундровые редколесья из даурской лиственницы, *7* — горная тайга из даурской лиственницы.

8 — сосновые боры, *9* — лиственничные боры, *10* — остепненные березняки чаранов, *11* — ковыльные степи чаранов, *12* — осочково-типчаковые степи чаранов, *13* — равнинная тайга лиственничная, *14* — равнинная тайга с багульником.

15 — растительность аласных озер, *16* — галофитная растительность аласов, *17* — степная, солонцовая и тому подобная растительность аласов.

18 — заболоченные мелкодолинные лиственничники, *19* — вейниково-осоковые кочкарники, *20* — злаково-разнотравные мелкодолинные луга.

21 — приречные тальники из ивы лозовой, *22* — приречные леса из сибирской ели, *23* — приречные лиственничники, *24* — хвощевники из хвоща приречного, *25* — крупноосочники из осоки острой, *26* — заливные крупнозлаковые луга, *27* — надпойменные злаково-разнотравные луга, *28* — березняки из березы плосколистной, *29* — мелкозлаково-разнотравные степи.

30 — барханы и дюны, *31* — заросли кедрового стланика на барханах и дюнах, *32* — сосновые редколесья и боры тукуланов.

высоте 2000 м летом бывают метели. Господствуют лиственничные редколесья и редины на глеево-мерзлотно-таежных почвах[1] (Иванова, Розов,

[1] А. П. Васьковским (1959) аналогичные разности выделяются как «горные бледноземы».

Ерохина и др., 1961); на южных склонах — фрагменты горных степей; выше — кедровник на «карликовых» подзолах, ерниковые, пушицевые, дриадовые и тому подобные тундры и холодные каменные пустыни.

Каждой полосе присущи свои наборы рядов, составляющие характерный для данной полосы тип ландшафта. Но и сходные типы биогеоценозов в соседних полосах различаются. Например, голубичные лиственничники в аласнотаежной полосе лишены напочвенного покрова, а в полосах мелкодолиннотаежной и особенно холмистотаежной имеют покров из *Aulacomnium acuminatum*, *Pleurozium schreberi* Mitt. и других видов; соответственно отмечаются багульниковые и мохово-багульниковые, брусничные и мохово-брусничные таежные лиственничники и т. д. Типы, в которых такие изменения уловить труднее, отличаются разной встречаемостью в различных полосах: арктоусовые лиственничники максимально распространены в мелкодолинной полосе, но слабо представлены в соседних аласнотаежной и холмистотаежной полосах и т. д.

Для различения «конвергирующих» типов, относящихся к разным рядам, важны характерные (индицирующие) виды; значение их для генетической классификации в Западной Европе подчеркивает Шоо (1958). Для перечисленных ландшафтных полос в южной части Якутии нами выделено 10 рядов I порядка (рис. 5): горный деструкционный (склоновый); эрозионно-аллювиальный (горно-речной); равнинный элювиально-делювиальный (водораздельный); аласный; делювиальный (мелкодолинный); равнинный аллювиальный (террасово-долинный); наледный; дефляционный (тукуланы); равнинный приречно-эрозионный (приречных откосов); озерно-аллювиальный.

Масштабы рядов иногда трудно сопоставимы, но каждый из них определяется особыми экзогенными факторами: аласы — усыханием и засолением почв, тукуланы — затухающим процессом дефляции (развеивания) и закреплением песков и т. д. Ряды связаны с определенными территориями, но в обобщенном виде они имеют таксономическое значение. Так, аласы с комплексом порождающих их причин свойственны в разных вариантах Центральной и Северной Якутии и Аляске (Wallage, 1948; Hopkins, 1949, и др.), т. е. приурочены к определенной, хотя и очень крупной области. Вместе с тем для всех них характерны общие закономерности генезиса, определенные стадии развития и потому аласный ряд приходится рассматривать как единицу типологическую. На местности ряды, подобные аласным, составляют содержание территориальных единиц типа урочищ или сложных урочищ. Совокупность рядов образует тип ландшафта: примерами могут быть упоминавшиеся вначале аласнотаежный, мелкодолиннотаежный, холмистотаежный и другие типы ландшафта. При этом, как показывает несколько более детальное рассмотрение аласнотаежного типа ландшафта, в разных районах он неоднороден и может быть разбит на 4 варианта [1] по характеру подстилающих грунтов и соответствующим им различиям в почвенно-растительном покрове: 1) аласнотаежный с сапропелевыми крестовниково-вейниковыми аласами, 2) аласнотаежный с супесчано-песчаными кочкарно-луговыми аласами, 3) аласнотаежный с суглинистыми засоленными манниково-бескильницевыми аласами, 4) аласнотаежный с суглинистыми слабо засоленными лугово-степными аласами в стадии облесения.

Изложенные положения кратко представлены в табл. 2.

За пределами определенной крупной области ряды и типы ландшафтов становятся иными, поскольку история области была иной. Здесь мы подходим к крупнейшей единице предлагаемой классификации: в геоботаническом аспекте она была намечена А. И. Лесковым (1943) и разработана В. Б. Сочавой (1944, 1945 и др.) под названием фратрии. Затронутая нами область относится к ангарской фратрии Сочавы, объединяющей ценозы даурской лиственницы, кустарниковых березок и тер-

[1] Термин «вариант ландшафта» применяется А. Г. Исаченко (1961) для выделов на территории Китая, сопоставимых с нашими.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение типологических и хорологических ландшафтных единиц

Типологические единицы		Хорологические единицы	
ранг	пример	ранг [1]	пример
Тип биогеоценоза (вид фации).	Аласный лапчатково-лисохвостовый луг.	Биогеоценоз (фация).	Пояс лапчатково-лисохвостового луга в аласе Намтатах.
Эколого-генетический ряд.	Манниково-бескильницевые засоленные аласы.	Урочище.	Алас Намтатах.
Вариант ландшафта.	Аласнотаежный с манниково-бескильницевыми суглинистыми засоленными аласами.	Местность (в широком смысле).	Лено-Амгинский аласнотаежный водораздел с суглинистыми засоленными аласами.
Тип ландшафта.	Аласнотаежный.	Ландшафтная полоса (ландшафтный регион).	Аласнотаежная полоса центральной части Лено-Вилюйской равнины.

риториально связанной с Восточной Сибирью. Понятие ландшафтной фратрии, видимо, будет очень близко к фратрии в понимании Сочавы, но в ней больший акцент должен быть на литогенной основе. Например, в данном конкретном случае определение фратрии должно начинаться с указаний на господство мерзлоты и т. п. Территориальный выдел, в котором ландшафтная фратрия находит пространственное выражение, в сущности близок к ботанико-географической стране, понятие которой разрабатывалось в последнее время (Шумилова, 1949, 1962; Куваев, 1962). Правильнее было бы называть его ландшафтной провинцией. Заключительным в этой классификации является зональный ландшафтный тип, «заполнитель» той или иной зоны — например, таежный ландшафтный тип, соответствующий таежной зоне Евразии и Северной Америки.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. (1929). Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилюйской равнины. Тр. Комисс. по изуч. Якутск. АССР, 10. — Александрова В. Д. (1965). Очередные задачи изучения растительного покрова. Пробл. совр. бот., I. — Алехин В. В. (1923—1924). Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 32, 1—2. — Анненская Г. Н., А. А. Видина и др. (1962). Морфологическая структура географического ландшафта. — Васьковский А. П. (1959). География и генезис лесных почв Крайнего Северо-Востока СССР. Колыма, 1. — Галкина Е. А. (1965). О границах биогеоценоза (на примере растительности болот). Пробл. совр. бот., I. — Геоботаническое районирование СССР. (1947). Сб. статей. Под ред. Е. М. Лавренко. — Герасимов И. П. (1952). Современные пережитки позднеледниковых явлений вблизи самой холодной области мира. Изв. АН СССР, сер. геогр., 5. — Герасимов И. П. (1961). Современная природа Сибирского полюса холода. В сб.: 19-й Междунар. геогр. конгресс в Стокгольме. — Глазовская М. А. (1964). Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. — Григорьев А. А. (1929). Предварительный отчет о работах Вилюйского геоморфологического отряда 1926 г. Матер. комисс. по изуч. Якутск. АССР, 10. — Григорьев А. А. (1930). Морфология северо-восточной части Вилюйского округа. — Дохман Г. И. (1936). Опыт эколого-генетической классификации растительности Ишимской степи. Бюлл. МОИП, сер. биолог., 45 (3). — Дохман Г. И. (1937). Вопросы классификации степей. Землеведение, 39, 4—5. — Дохман Г. И. (1954). Растительность Мугоджар. — Дробов В. П. (1916). Общий очерк растительности в бассейнах рек Нижней

[1] См.: Г. Н. Анненская, А. А. Видина и др. (1962).

Тунгуски и Вилюя. Предв. отч. о бот. исслед. в Сибири и Туркестане в 1914 г. — Зольников В. Г. (1958). Почвенно-ландшафтные районы Западной Якутии. Развитие произв. сил Зап. Якутии в связи с созданием алмазодобыв. пром., III. — Зольников В. Г., Л. Г. Еловская, Л. В. Тетерина, Е. И. Черняк. (1962). Почвы Вилюйского бассейна и их использование. — Иванова Е. Н., Н. Н. Розов, А. А. Ерохина и др. (1961). Новые материалы по общей географии и классификации почв полярного и бореального пояса Сибири. Почвоведение, 11. — Иванова Н. А. и И. М. Крашенинников. (1934). К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири. Землеведение, 36, 1. — Исаченко А. Г. (1956). Учение о ландшафте и современная геоботаника. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Исаченко А. Г. (1961). Некоторые вопросы классификации ландшафтов и обзорного ландшафтного картирования (на примере Китая). Уч. зап. Латв. гос. унив., 37. — Караваев М. Н. (1955). К вопросу о геоботаническом районировании таежной зоны Якутии. Вестн. МГУ, 8. — Караваев М. Н. (1958). Геоботаническое районирование Восточной части Центрально-Якутской равнины. Вопр. физ. геогр. — Караваев М. Н. (1959). Основные закономерности в распределении ландшафтов Якутии. Научн. докл. высш. школы, геол.-геогр. науки, 2. — Караваев М. Н. (1964). Новая схема геоботанического районирования Якутии. Тез. докл. межвуз. конф. по геобот. районир. СССР. — Карамышева З. В. (1961). Особенности и динамика растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Матер. Казахст. конф. по пробл.: Биолог. компл. районов освоения . . . — Клюкин Н. К. (1959). О распределении метеорологических злементов на хребте Сунтар-Хаята (Восточная Якутия). Метеоролог. и гидролог., 1. — Клюкин Н. К. (1960). К итогам работ по программе международного геофизического года — международного геофизического сотрудничества на Северо-Востоке СССР. Краеведч. зап., III, Магадан. — Козлова Р. П. (1963). Большие и малые зколого-фитоценотические ряды. Tartu Ülikooli toimetised (Уч. зап. Тартуск. унив.), 145. — Колосов Д. М. (1938). О наледных явлениях. Пробл. физич. геогр., VI. — Комаров В. Л. (1926). Введение в изучение растительности Якутии. — Комаров В. Л. (1927). Очерк растительности Якутии. В кн.: Якутия.— Крашенинников И. М. (1921). Цикл развития растительности долин степных широт Евразии. Дневник I Всеросс. съезда русск. бот. в Петрограде в 1921 г. — Куваев В. Б. (1957). Растительный покров юго-западной Якутии и его кормовые ресурсы. Матер. о прир. усл. и сельск. хоз. юго-запада ЯАССР, II. — Куваев В. Б. (1962). Данные к определению Забайкалья как ботанико-географической единицы и его районирование. Тр. Вост.-Сиб. биолог. инст. СО АН СССР, 1. — Кузнецов С. С. (1927). Барханная область в Якутском крае. Природа, 10. — Кузнецов С. С. (1929). Река Тюнг и ее левобережье. Матер. комисс. по изуч. Якутск. АССР, 26. — Куркин К. А. (1965). О принципах естественной классификации луговых биогеоценозов. Бот. журн., 11. — Лесков А. И. (1943). Принципы естественной системы растительных ассоциаций. Бот. журн. СССР, 2. — Морозов Г. Ф. (1920). Основы учения о лесе. — Ниценко А. А. (1965). К вопросу о классификации сукцессий. Вестн. ЛГУ, 9. — Обручев С. В. (1928). Следы ископаемой пустыни на р. Лене. Геолог. вестн., 6, 1—3. — Пачоский И. (1891). Стадии развития флоры. — Пермякова А. А. (1961). Растительность аласов Сунтарского района Якутской АССР. Матер. по растит. Якутии. — Полынов Б. Б. (1925). Ландшафт и почва. Природа, 1. — Полынов Б. Б. (1946). Роль почвоведения в учении о ландшафтах. Изв. ВГО, 78, 2, Геогр. науки, 14. — Попов Ю. Н. (1947). О современном оледенении северо-востока Азии. Изв. ВГО, 3. — Преображенский В. С. (1959). Наледные поляны Станового нагорья (реликт позднеледниковья). Бот. журн., 6. — Работнов Т. А. (1933). Природные условия сельского хозяйства долины р. Амги. В сб.: Прир. ресурсы южн. Якутии в связи с соц. реконструкцией сельск. хоз. — Работнов Т. А. (1935а). Ландшафты песчаных образований в низовьях Вилюя. Землеведение, 37, 4. — Работнов Т. А. (1935б). Природные районы южной части Якутской АССР. Бот. журн. СССР, 2. — Работнов Т. А. (1936). Леса из *Betula ermanii* Cham. в южной Якутии. Природа, 1. — Раменский Л. Г. (1935). О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и зкологии. Сов. бот., 4. — Рачковская Е. И. (1963). Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 15.— Русин Н. П. (1961). Метеорологический и радиационный режим Антарктиды. — Солнцев Н. А. (1949). О морфологии природного географического ландшафта. Вопр. геогр., 16. — Сочава В. Б. (1944). Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот., 1. — Сочава В. Б. (1945). Фратрии растительных формаций СССР и их филоценогения. ДАН СССР, 47, 1. — Сочава В. Б. (1959). Классификация растительности и типология физико-географических фаций. Матер. по классиф. растит. Урала. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Сукачев В. Н. (1947). Основы теории биогеоценологии. В юбил. сб.: К 30-летию Окт. рев. — Сукачев В. Н. (1949). О соотношении понятий географический ландшафт и биогеоценоз. Вопр. геогр., 16. — Сукачев В. Н. (1965). Основные современные проблемы биоценологии. Журн. общ. биолог., 26, 3. — Титов И. А. (1961). Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. — Тюлина Л. Н. (1957). Очерк лесной растительности верхнего течения р. Алдана. Тр. Инст. биолог. Якутск. ФАН СССР, III. — Шашко Д. И. (1961). Климатические условия земледелия Центральной Якутии. — Шелудякова В. А. (1957). Краткий очерк лугов долины р. Лены в пределах Центральной Якутской равнины. Тр. Инст. биолог. Якутск. ФАН СССР, 3. — Шелудякова В. А. (1961). — Краткий очерк растительности наледей в Якутии. Матер. по растит. Якутии. — Шелудякова В. А. (1962). Геоботаническое районирование. В кн.: Растительность бассейна реки Вилюя. — Шелудякова В. А., М. Н. Караваев, А. М. Петров. (1954). Луга и пастбища. Матер. о прир. усл. и сельск. хоз. центр. Якутии. — Шенников А. П. (1962). К созданию единой естественной классификации растительности. Пробл. бот., 6. — Шоо Р. (1958). О понятии и классификации фитоценозов. Докл. съезду ВБО в 1957 г. — Шумилова Л. В. (1949). О расчленении Сибири на ботанико-географические провинции. Вопр. геогр. Сибири, 1. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири. — Щербаков И. П. (1964). Типы леса Южной Якутии. В кн.: Леса Южной Якутии. — Юнатов А. А. (1964). Типы и содержание геоботанических исследоваиий. Полев. геобот., III. — Clements F. E. (1916). Plant Succession on analysis of the development of Vegetation. — Clements F. E. (1949). Dynamics of vegetation. — Cowles H. C. (1901). The physiographic ecology of Chicago and vicinity: a study of origin, development, and classification of plant societies. Bot. Gaz., 31, 2—3. — Cowles H. C. (1911). The causes of vegetative cycles. Bot. Gaz., 51. — Hopkins D. M. (1949). Thaw Lakes and Thaw sinks in the Imuruk Lake Area, Seward Peninsula, Alaska. Journ. Geol., 57, 2. — Neef E. (1962). Die Stellung der Landschaftsökologie in der physischen Geographie. Geogr. Ber., 25. — Passarge S. (1929a). Botanische und geographische Pflanzenvereine. Naturwissensch., 28. — Passarge S. (1929б). Länder, reale Landschaften, ideale Landschaftstypen. Naturwissensch., 36. — Wallage R. E. (1948). Caves in lakes in the Nabesna, Chisana and Tanana river valleys, Eastern Alaska. Journ. Geol., 56, 3. — Whitheford H. N. (1901). The genetic development of the forests of Northern Michigan; a study in physiographic ecology. Bot. Gaz., 31, 5.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных
растений,
Московская область.

SUMMARY

The concept of biogeocoenosis practically coincides with the concept of facies in Geography (Tansley's ecosystem, Neef's physiotope, 1962, etc.). Biogeocoenosis (=facies), including all the aspects of organic and inorganic nature within a given homogeneous tract of land, is a category directly associated with landscape. In the course of development certain types of biogeocoenoses are transformed into other types, therefore, the most objective of their classifications is the dynamico-genetic classification, reflecting the succession and sequence of the stages in time. It does not exclude the classification of vegetation based on vegetation itself, since it proceeds from the concepts that have been developed by the latter, such as «meadow», «steppe» etc.

The development of the types of biogeocoenosis and higher-rank taxa and, consequently, their dynamico-genetic classification, are inseparable from the history of actual areas, the classification thus acquiring the botanico-landscape character. A tentative scale of the taxa of this classification is proposed: type of biogeocoenosis — ecologo-genetic series—landscape variant—type of landscape etc. These typological landscape taxa are the «fillers» of the chorological discriminants (classification units) of the corresponding rank.

УДК 93.99 : 581.524.4 (22) (268.52) (268.6) (119)

В. Д. Александрова

К ИСТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НОВОСИБИРСКИХ ОСТРОВОВ В ПОСЛЕЛЕДНИКОВОЕ ВРЕМЯ

С 1 рисунком

(Получено 6 V 1966)

V. D. ALEKSANDROVA. A CONTRIBUTION TO THE HISTORY OF THE VEGETATION OF NOVOSIBIRSKIYE ISLES DURING THE POSTGLACIAL TIME

Во время работ Комплексной экспедиции Арктического и Антарктического научно-исследовательского института на о. Б. Ляховском в 1956 г. нами был исследован ископаемый четвертичный торфяник, обнаруженный в центральной части острова (см. рисунок), в районе равнины «Каллан-Алы» (бассейн р. Этерикан в ее среднем течении).

Рельеф местности слагается в этой части острова из цепей грядообразно вытянутых невысоких увалов, сложенных четвертичными пылеватыми суглинками, чередующимися с плоскими равнинами — аласами (местное название «алы́»). Поверхность увалов на их склонах и сположенных вершинах занята пятнистыми кустарничково-моховыми тундрами (*Salix polaris*, иногда *Dryas punctata*, *Ditrichum flexicaule*, *Bartramia ithyphylla*, *Hylocomium alaskanum*, *Polytrichum alpinum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* и др.) с участием разнообразных травянистых многолетников. Из двудольных характерны *Papaver polare*, *P. lapponicum*, *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Saxifragae*, *Drabae*, *Oxyria digyna*, *Valeriana capitata* и другие виды, из злаков — *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia brevifolia*, *Festuca brevifolia*, из ожик — *Luzula confusa*, *L. nivalis*; пятна занимают 40—50% поверхности. На наиболее обдуваемых зимой малоснежных местах эти тундры сменяются полигональными (пятна занимают около 70% поверхности) с бо́льшим обилием маков, *Potentilla emarginata*, *Saxifraga caespitosa*, *Lloydia serotina*, *Rhacomitrium lanuginosum* при отсутствии таких хионофилов, как *Saxifraga nelsoniana*, *S. hirculus*, *Valeriana capitata*. Плоские пространства аласов заняты тетрагональными болотами, представляющими собою высокоарктический вариант полигонально-валиковых болот. Они отличаются очень малой мощностью слоя торфа, не превышающего 15 см, и разреженным низкорослым травостоем с преобладанием *Dupontia fisheri* и *Eriophorum medium* на полигонах и *Arctophila fulva* в более обводненных мочажинах между ними. На невысоких валиках в покрове обычны дикрановые мхи с участием сфагнов (*Sphagnum obtusum* и *Sph. fimbriatum*). Коричневатый оттенок мхов *Calliergon sarmentosum* и *Drepanocladus vernicosus*, преобладающих в растительном покрове полигонов, усиливает мрачную однотонность плоских пространств «алы́», контрастирующих с тундрами, богатыми ярко цветущим разнотравьем. Этерикан и его притоки, дренируя прилегающие к ним участки равнин, создают условия для лучшего развития растительности: на склонах коренных берегов Этерикана развиваются кочковатые ивово-моховые и дриадовые тундры (см. Александрова, 1963 : 19—21), на плоских террасах реки — болота с более богатой растительностью, с участием осок и большей мощностью торфа по сравнению с аласами (Александрова, 1963 : 26—28). Вытаивание вскрытых эрозией жильных льдов вызывает образование байджарахов, заросших красочным разнотравьем и злаками (Александрова, 1963 : 26). Растительность о. Б. Ляховского типична для наиболее северного варианта подзоны арктических тундр.

В долине одного из ручьев, вытекающих из аласа «Каллан-Алы́» в 2 км от впадения в Этерикан, эрозией вскрыт ископаемый торфяник, прикрытый сверху слоем лёссовидного суглинка, на котором развита обычная для этой местности пятнистая тундра. Прорезанная долиной ручья и вышедшая на дневной свет часть торфяника имеет вид крупных бугров высотой до 5 м и диаметром у основания от 5 до 15 (20) м. Они разделены ложбинами, образовавшимися в результате вытаивания клиньев льда, шириной от 1 до 10 м (преобладает ширина 3—4 м), с плоским дном, плавно спускающимся от тундрового плакора к ложу ручья. Некоторые ложбины имеют вид узких коридоров с почти отвесными стенками, над которыми нависают верхние части бугров. Во многих ложбинах и в долине ручья можно видеть обломки древесины в виде тонких стволиков, редко достигающих 4 см в диаметре, и более тонких веточек. Все собранные образцы древесины, по определению А. И. Зубкова, оказались принадлежащими *Salix* sp.

Бугры в общих очертаниях округлые: то полушаровидные, то приплюснутые, то булавовидной формы с почти отвесными стенками и нависающей верхней частью. Редко бугры совсем «отпрепарированы», у большинства из них вершина с одной стороны плавно переходит в постепенный подъем к плакору, на котором цепью протягиваются вдоль долины ручья 2—3 ряда бугров, сходных с обычными байджарахами, но отличающихся от них тем, что они сложены не из суглинка, как это обычно наблюдается на острове, а из торфа. Далее с обеих сторон от ручья идет плавный подъем к плакору, покрытому тундрой, ничем не отличающейся от тундры, развитой на увалистых равнинах этой части острова.

Вершины торфяных бугров кочковатые, они покрыты растительностью с преобладанием *Salix polaris*, *Calamagrostis groenlandica*, иногда *Alopecurus alpinus*; много *Senecio atropurpureus*, *Luzula confusa*, *Oxyria digyna*. Менее развиты мхи (*Drepanocladus uncinatus*, *Polytrichum alpinum* var. *septentrionale* и др.) и кустистые лишайники (*Cetraria crispa* и др.). На некоторых буграх развита корочка накипных лишайников с ярко-белыми пятнами *Ochrolechia tartarea*, сочетающимися с *Pannaria hypnorum* и мелкими мхами *Philonotis tomentella*, *Pholia cruda* и др.

Склоны торфяных бугров покрыты крупными (40—50 см в диаметре и 30—50 см высотой) кочками оползающего вниз торфа. На кочках можно видеть заросли *Alopecurus alpinus* и *Calamagrostis groenlandica*, оба в вегетативном состоянии; часто встречаются группы *Oxyria digyna*; растут здесь *Cardamine bellidifolia*, *Ranunculus nivalis*, *R. sabinii*, *R. pygmaeus* (особенно много), *Draba subcapitata*, *D. micropetala*, *D. parvisiliquosa*, *Saxifraga nivalis*, *S. hyperborea*, *S. cernua*, *S. hieracifolia* и постоянный для обновляющихся субстратов на острове монокарпик *Cochlearia groenlandica*. Но бо́льшая часть поверхности кочек пестрит лишайниками *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *Cornicularia divergens*, *Sphaerophorus fragilis* и другими, среди которых выделяются белые пятна *Ochrolechia tartarea*. Местами, там, где сравнительно недавно обвалились глыбы оползающего торфа, поверхность совсем лишена растительности, и на дневную поверхность выходит почти неразложившийся сероватый, выветрившийся, выщелоченный гипновый торф. Под ним на глубине 30—40 см лежит мерзлый торф, имеющий гладкую, ровную выпуклую поверхность, создающий куполовидное мерзлое ядро торфяных бугров.

В одном из бугров при его расчистке удалось вскрыть нижний слой торфяника, залегающий на аллювии с остатками древесины, главным образом в виде обломков тонких веточек и одного более крупного (3 см в диаметре) стволика, лежащих горизонтально, беспорядочно друг на друге, напоминая плавник. Под ними и между ними виднеется косослоистый иловато-песчанистый аллювий. Слои аллювия рыжеватые, сероватые и светло-палевые, шириной от 1 до 5—6 мм. Местами они изогнуты, как бы смяты. Над аллювием лежит горизонт мощностью 5 см, землисто-торфянистый, смесь серого суглинка с растительными остатками (горизонт 0—5 см в табл. 1). Выше его залегает горизонт мощностью 7 см, темного (черноватого) торфа (горизонт 5—12 см в табл. 1); над ним 10 см рыжего торфа с черноватыми прослойками (горизонт 12—22 см в табл. 1); над ним прослежен на протяжении 35 см и продолжающийся выше бурый торф (горизонт 22—55 см в табл. 1); мощность его определить не удалось, так как выше 35 см торф смещен и нависает. По своему внешнему виду он сходен с торфом, который виден сверху на всех торфяных бугорках.

В месте описанного обнажения мощность торфяника равна 2 м. Первоначальная его мощность была, видимо, несколько больше, так как верхняя часть бугра в настоящее время эродирована и поверхность его отундровела.

Нами были взяты образцы древесины, образцы аллювия, содержащего растительные остатки, и образцы торфа как из горизонтов расчищенного обнажения, так и с вершины байджараха, где торф перекрыт слоем лёссовидного суглинка мощностью 35 см — современной тундровой почвой. Два образца были также взяты в 30 м от описанного обнажения выше по ручью, с поверхности склонов торфяных бугров после удаления верхнего выветрившегося слоя. Растительные остатки были определены: древесина — А. И. Зубковым, макроостатки сосудистых растений и мхов — Н. Г. Солоневич и З. Н. Смирновой, пыльца — Е. С. Малясовой, семена — Н. Казариновой, мешочки осок — Т. В. Егоровой. Названным лицам автор выражает свою искреннюю благодарность, так же как своей спутнице на о. Б. Ляховском Ж. М. Белоусовой, которой был обнаружен описанный нами торфяник.

Результаты анализов приведены в табл. 1 и 2.

Как можно видеть из приведенных в табл. 1 данных, торф сложен в основном гипновыми мхами *Calliergon giganteum*, *C. richardsonii*, *C. sarmentosum*, *Drepanocladus vernicosus*, *D. sendtneri*, *D. fluitans*, *Meesia* sp. В нижней части разреза преобладают виды *Calliergon* и *Drepanocladus fluitans*, примесь (единично) сфагнума из секции *Squarrosa*, много хвоща (*Equisetum* sp.), осок, семена *Hippuris vulgaris*, *Eriophorum scheuchzeri*, обрывки *Menyanthes* (?), семена *Comarum palustre*. Нижний слой лежит на косослоистом аллювии, на котором залегает плавник ивы. В верхней части разреза преобладают *Drepanocladus vernicosus*, *D. sendtneri*, *Calliergon*, осоки *Carex chordorrhiza* и *C. rostrata* (=*C. inflata*), встречена также *Carex dioica*; хвоща меньше; единично *Sphagnum* из секции *Acutifolia*; семена *Comarum palustre*, *Ranunculus* (*sulphureus*?). По всему разрезу встречаются остатки ивы в виде веточек или коры.

Результаты пыльцевого анализа приведены в табл. 2.

На всем протяжении вскрытого эрозией ископаемого торфяника торф выглядел очень однообразно: одни и те же массы слабо разложившихся гипновых мхов без каких-либо видимых на глаз различий. Однообразие состава было подтверждено и анализами образцов.

Внешний вид этой торфяной толщи при осмотре ее в поле живо напомнил наблюдавшиеся и описанные нами (Александрова, 1937 : 201—202) современные долинные торфяники в пойме нижнего течения р. Попигай, развитые в пределах подзоны субарктической («типичной») тундры. На подмытых берегах Попигая удавалось наблюдать торф мощностью до 2 м, залегающий на песчаном аллювии, осоково-гипновый, почти не разложившийся, включающий благодаря ежегодному заиливанию много песчано-иловатых частиц. По краю такого подмытого берега, где осуще-

ТАБЛИЦА 1

Растительные остатки в ископаемом четвертичном торфянике

№ образца	Мощность горизонта и характер залегания	Описание образца	Макроостатки сосудистых растений [1] и мхов	Древесина [2]	Семена [3]
1	2	3	4	5	6
1	0—5 см Нижняя часть разреза: землисто-торфянистый слой, залегающий над аллювием.	Содержание минеральных частиц 30—40%. Основная масса растительных остатков представлена гипновыми мхами и хвощом, очень немного остатков осок и всего 1 кусочек (8—9 см длиной) стволика *Salix* (?) без коры. Остатки гипновых мхов относятся в основном к одному виду: *Calliergon giganteum* (стебельки и веточки с листьями). Примесь *Drepanocladus fluitans* и *Calliergon richardsonii* незначительна. Остатки хвоща (пластинки эпидермиса, кусочки корневища с корешками, корешки) довольно обильны. Остатки осок представлены корешками, эпидермисом и другими тканями.	*Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb.— основная масса. *C. richardsonii* (Mitt.) Kindb.— примесь. *Drepanocladus fluitans* (Hedw.) Warnst.— мало. *Meesia* sp.— один обрывок. *Sphagnum* секц. *Squarrosa* — несколько обрывков. *Equisetum* sp.— довольно много. *Carex* sp.— довольно много. *Salix* (?) — один кусочек стволика. *Menyanthes* (?) — один обрывок эпидермиса.	*Salix* sp.	*Hippuris vulgaris* L.
2	5—12 см Второй слой над аллювием.	Основную массу образца составляют гипновые мхи, довольно много остатков хвоща, значительно меньше остатков осок. Растительные остатки несколько спрессованы. Среди мхов основную массу составляет *Calliergon giganteum* (толстые олиственные ветвящиеся стебельки, некоторые до 8—9 см длиной, многочисленные веточки до 2—3 см длиной и листья).	*Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb.— основная масса. *Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst.— довольно много. *Equisetum* sp.— довольно много. *Carex* sp.— довольно много. *Salix* (?) — мало.	—	*Hippuris vulgaris* L. *Comarum palustre* L. *Ranunculus* (*sulphureus*?). *Eriophorum* aff. *scheuchzeri*. *Cyperaceae* (?).

[1] Определения Н. Г. Солоневич и З. Н. Смирновой.
[2] Определения А. И. Зубкова.
[3] Мешочки осок определены Т. В. Егоровой, остальные семена Н. Казариновой.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ образца	Мощность горизонта и характер залегания	Описание образца	Макроостатки сосудистых растений [1] и мхов	Древесина [2]	Семена [3]
1	2	3	4	5	6
		Короткие веточки и листья *Drepanocladus vernicosus* сравнительно немногочисленны. Остатки осок в виде корешков, эпидермиса и других тканей Очень немного остатков *Salix* (?).			
3	12—22 см Слой выше предыдущего.	Торф несколько уплотненный, состоит в основном из остатков гипновых мхов, сильно разрушенных; главным образом короткие обрывки стебельков, веточек и листьев *Drepanocladus vernicosus*. Кроме гипновых мхов довольно обильны остатки хвоща и осок (корешки, эпидермис и другие ткани). Гумус отсутствует.	*Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst.— основная масса. *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb.— незначительная примесь. *Carex* sp. (корешки с треугольными вздутиями). *Carex* sp. (корешки гладкие).	—	—
4	35—40 см Из слоя, залегающего над предыдущим.	Торф состоит из довольно плотно слежавшихся комочков растительных остатков с преобладанием гипновых мхов, с примесью осок, хвоща и *Salix* (?). Степень разложения 5—10%. Гипновые мхи слабой сохранности, представлены мелкими обрывками стебельков, веточками и листьями. Значительная примесь осок, немного хвоща. Небольшая примесь очень мелких минеральных частиц.	*Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst.— основная масса. *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb.— основная масса. *Drepanocladus sendtneri* (Schimp.) Warnst.— примесь. *Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb. (?) — примесь. *Carex* sp. (корешки с треугольными вздутиями). *Carex* sp. (корешки типа *C. inflata*). *Salix* sp. (?) — единично.	—	*Comarum palustre* L. — 6 семян. *Carex rostrata* Stokes — 1 семя. *C. chordorrhiza* Ehrh. — 1 семя. *Kobresia* sp. — 1 семя.
5	50—55 см Из слоя, залегающего над предыдущим.	Торф сильно спрессован, без примеси минеральных частиц. Состоит из совершенно неразложившихся ра-	*Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb.— основная масса. *Drepanocladus* sp. (сильно разрушенные	—	*Comarum palustre* L. — 3 семени. *Rosaceae* — 1 семянка.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ образца	Мощность горизонта и характер залегания	Описание образца	Макроостатки сосудистых растений [1] и мхов	Древесина [2]	Семена [3]
1	2	3	4	5	6
		стительных остатков очень плохой сохранности. Основную массу растительных остатков составляют гипновые мхи. В образце обнаружены также небольшие тонкие кусочки стволиков или веточек кустарничков (*Salix* ?) и травянистые остатки главным образом осок.	смятые листочки). *Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst.— единично. *Carex* sp. (корешки с треугольными вздутиями). *Gramineae* (эпидермис со строением клеток, сходных с *Phragmites*). *Salix* sp. (?) — единично (кора).		*Carex chordorrhiza* Ehrh. — 1 семя. *C. rostrata* Stokes — 1 семя. *C. dioica* L. — 1 семя.
6	Образец взят с поверхности боковой стенки торфяного бугра, в 30 метрах выше по ручью от описанного обнажения, после снятия наружного, выветрившегося слоя.	Состоит из плотно слежавшейся массы растительных остатков, почти совершенно неразложившихся. Основная масса их принадлежит гипновым мхам, среди которых 90—95% приходится на остатки *Drepanocladus* (стебельки с веточками, веточки, листья, обрывки стебельков с листьями и пр.), в которые вкраплены довольно хорошо облиственные стебельки *Calliergon*. Около 20—25% общей массы образца составляют травянистые остатки, представленные главным образом осоками. Очень незначительную примесь составляют *Equisetum* и растение с клетками эпидермиса, напоминающими *Phragmites*. Кусочки стволиков *Salix* (?) составляют не более 1—2% общей массы образца. Примесь минеральных частиц очень незначительна.	*Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst.— основная масса. *Drepanocladus fluitans* (Hedw.) Warnst.— единично. *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb.— чаще. *Carex* sp.— довольно много. *Equisetum* sp.— мало. Остатки эпидермиса, сходного с эпидермисом *Phragmites*. *Salix* (?) — примесь не более 1—2% (кусочки стволиков).	—	*Carex chordorrhiza* Ehrh. *C. rostrata* Stokes. *Comarum palustre* L. — 9 семян. *Hippuris* sp. — 1 семя.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ образца	Мощность горизонта и характер залегания	Описание образца	Макроостатки сосудистых растений [1] и мхов	Древесина [2]	Семена [3]
1	2	3	4	5	6
7	Образец взят в тех же условиях, что предыдущий.	Сильно спрессованные растительные остатки, почти не разложившиеся. Примесь минеральных частиц незначительна. Бóльшую часть остатков составляют гипновые мхи, главным образом *Drepanocladus vernicosus* (стебельки, веточки и листья), изредка встречаются листочки *Calliergon giganteum*. Травянистые остатки в значительно меньшем количестве, чем мхи. Они представлены главным образом корешками, эпидермисом и другими тканями осок. Единично кора *Salix* (?).	*Drepanocladus vernicosus* (Lindb.) Warnst. — преобладает. *Calliergon giganteum* (Schimp.) Kindb. — единично. *Carex* sp. — довольно много. *Salix* sp. (?) — единично. Остатки эпидермиса, напоминающего *Phragmites* — единично.	—	*Carex chordorrhiza* Ehrh. *Ranunculus* (*sulphureus* ?). *Rosaceae*.
8	Торф с вершины бугра под толщей в 30 см тундровой суглинистой почвы.	Торф светлого цвета, очень легкий; состоит из плотно спрессованных, даже несколько пластинчатых комочков. Степень разложения 10—15%. Растительное волокно торфа довольно сильно разрушено. Просмотр его под микроскопом показал, что оно состоит главным образом из сосудисто-волокнистых пучков с обрывками эпидермиса, корешков и других тканей *Carex* sp., *Eriophorum* sp., обрывков гипновых мхов, нескольких обрывков листочков сфагнута секция *Acutifolia*. Примесь минеральных частиц очень незначительна.	*Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Rindb. *Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb. (?). *Sphagnum* секции *Acutifolia*. *Carex* sp. *Eriophorum* sp.	—	—

ТАБЛИЦА 2

Данные спорово-пыльцевого анализа образцов из ископаемого торфяника о. Б. Ляховского (определения Е. С. Малясовой)

Характеристика образца	Принадлежность пыльцы и спор к семействам, родам и видам растений	Количество пыльцы и спор: абсолютное	в %	Примечание
Косослоистый аллювий с плавником ивы, залегающий под торфяной толщей.	*Alnus*	46	33.8	Всего найдено: Пыльца деревьев и кустарников . 137 — 59.8% Пыльца трав . . 60 — 26.0% Споры . . . . . 33 — 14.2% Всего . . . . 230 — 100.0% Минерализованная пыльца и споры: *Pinus* подрод *Haploxylon* (мелкая форма) . . . 1 *Alnus* . . . 2 *Betula* . . . 2 *Ericaceae* . . . 1 *Artemisia* . . . 10 Неопределенная . . . 2 *Sphagnum* . . . 6 *Lycopodium* . . . 2 *Polypodiaceae* . . . 4
	Betula	72	52.4	
	Betula nana	17	12.3	
	Salix	2	1.5	
	Итого пыльцы древесных пород (деревьев и кустарников)	137	100.0	
	Gramineae	12	20.0	
	Carex	4	6.4	
	Polygonaceae	2	3.2	
	Caryophyllaceae	11	19.6	
	Rosaceae	2	3.2	
	Rubus chamaemorus	2	3.2	
	Cruciferae	1	1.6	
	Umbelliferae	1	1.6	
	Polemoniaceae (?)	1	1.6	
	Ericaceae	12	20.0	
	Violaceae	2	3.2	
	Compositae	6	10.0	
	Aster	2	3.2	
	Artemisia	2	3.2	
	Итого пыльцы трав и кустарничков	60	100.0	
	Bryales	33	100.0	
Торфянистый слой над аллювием.	*Pinus silvestris*	2	1.5	Всего найдено: Пыльца деревьев и кустарников . 127 — 69.0% Пыльца трав . . 41 — 22.3% Споры . . . . . 16 — 8.7% Всего . . . . 184 — 100.0% Минерализованные пыльца и споры: *Picea* . . . 1 *Pinus*, подрод *Haploxylon* . 1 *Betula* . . . 14 *Artemisia* . . . 4 *Sphagnum* . . . 2 *Lycopodium alpinum* . . . 1 «Живая пыльца»: *Alnus* . . . 3 *Betula* . . . 4 *Onagraceae* . . . 1
	Betula	65	51.2	
	Alnus	59	46.6	
	Salix	1	0.7	
	Итого пыльцы древесных пород (деревьев и кустарников)	127	100.0	
	Gramineae	3	7.2	
	Carex	22	56.8	
	Rosaceae	2	4.8	
	Cruciferae	2	4.8	
	Polemoniaceae (?)	2	4.8	
	Ericaceae	2	4.8	
	Compositae	4	9.6	
	Artemisia	2	4.8	
	Неопределенная	1	2.4	
	Итого пыльцы трав и кустарничков	41	100.0	
	Bryales	14	87.8	
	Polypodiaceae	2	12.2	
	Итого спор	16	100.0	

ствляется наибольший дренаж, на торфе развита мохово-ивняковая ассоциация с *Salix reptans*, переходящая в глубь от реки в пойменное полигональное болото; здесь в мочажинах господствуют гипновые мхи (*Calliergon sarmentosum*, *Drepanocladus lycopodioides* var. *brevifolius*, *Meesia triquetra* и др.) и осока *Carex stans* с примесью *Eriophorum angustifolium*, *E. medium*, *Comarum palustre*, *Equisetum variegatum* и других видов, а на плоских гривках — *Carex stans*, *Salix reptans*, *Dryas punctata*, ряд видов разнотравья и др. На песчаной пойме в этой же части долины Попигая наблюдаются заросли низкорослого ивняка из *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. reptans*. Мы видим, что налицо явные черты сходства между ископаемым торфяником о. Б. Ляховского и современными долинными торфяниками севера Якутии, расположенными в более южной тундровой подзоне — подзоне субарктических (типичных) тундр.

Представляет значительный интерес сравнение наших данных с данными об ископаемых торфяниках о. Котельного, опубликованными Б. Н. Городковым (1956 : 11—15). Как сообщает Городков, на востоке о. Котельного, по р. Балыктах Е. С. Короткевичем были обнаружены ископаемые торфяники до 2 м толщиной. В нижних слоях, характеризующих ранние стадии заболачивания, преобладают остатки то *Dupontia fisheri* с примесью мхов и осок, то *Carex stans* с гипновыми мхами. В слоях, расположенных выше, господствуют гипновые мхи с преобладанием *Drepanocladus sendtneri* и *Calliergon giganteum*, с примесью *C. richardsonii*, *Campylium stellatum*, *Meesia triquetra*, *Drepanocladus revolvens*, *D. lycopodioides*, *D. uncinatus*, *D. vernicosus*, *Scorpidium scorpioides*, а из цветковых — *Dupontia fisheri*, *Carex stans*, и изредка *Eriophorum scheuchzeri* и *Equisetum variegatum*. В самых верхних слоях, кроме преобладающей *Carex stans*, встречены *Salix polaris*, *Betula nana*, а из мхов — *Calliergon richardsonii*, *Tomenthypnum nitens* и *Hylocomium alaskanum*. Из сфагнов был найден единично *Sphagnum subsecundum*. Встречаются также остатки более крупных ив.

Бросается в глаза сходство этих торфяников с описанным нами на о. Б. Ляховском и особенно большое сходство с пойменными торфяниками долины р. Попигая, на что обратил внимание и Городков (1956 : 14).

Из этих фактов следует несколько весьма важных выводов.

Во-первых, состав растительных остатков в этих торфяниках убедительно доказывает, что они отлагались в эпоху более теплую по сравнению с современной. Судя по растительным остаткам и по мощности торфяника, в то время на Новосибирских островах была развита растительность, свойственная более южной тундровой подзоне, а именно — подзоне субарктической тундры; при этом растительность торфяника на о. Б. Ляховском имеет несколько более южные черты по сравнению с торфяником на о. Котельном, выражающиеся в участии *Comarum palustre*, *Carex rostrata* и *C. dioica* (*C. gynocrates*?), что вполне согласуется с более южным положением острова. Укажем также на свидетельство Э. В. Толля (1897) о находке *Alnaster fruticosus* в позднечетвертичных отложениях острова Б. Ляховского (в отложениях «высокой полигональной поймы» по терминологии Н. Н. Романовского, к которой приурочен и описанный нами торфяник). Как свидетельствует Толль, «*Alnus fruticosa*. . . так удивительно хорошо сохранилась, что листья на ветках дерева твердо сидели, даже вместе с целыми гроздями цветочных сережек. Кора на ветвях и стволе вполне нетронута, целые стволы *Alnus fruticosa* вместе с корнями. . . выставлялись из обнажения». Основываясь на этой прекрасной сохранности, Толль категорически заявляет, что «. . . остатки эти никоим образом не могли быть принесены сюда издали; растения же выросли здесь на месте» (Толль, 1897). Остатки стволов *Alnus* в синхронных аласных отложениях нашел и Н. Н. Романовский (1958).

На о. Котельном в тот же период, видимо, была растительность, также характерная для подзоны субарктической тундры (хотя и несколько обедненной, что вполне соответствует более северному положению острова), но отнюдь не арктической тундры, как это предполагал Б. Н. Городков,

поскольку описанные Е. С. Короткевичем долинные торфа́ мощностью 2 м могли отложиться только в более благоприятных климатических условиях, чем это наблюдается в подзоне арктических тундр. Обилие же *Dupontia fisheri* в нижних слоях торфяника вовсе не обязательно говорит об условиях арктической тундры (см. ареал этого вида в кн.: Арктическая флора СССР, т. 2, 1964).

Пыльцевой анализ образцов из торфяника о. Б. Ляховского показал обилие пыльцы березы и ольхи и весьма малое количество пыльцы *Pinus* из подрода *Haploxylon* (кедра или кедрового стланика) и ели. Остальная пыльца и споры представляют комплекс, весьма характерный для субаркти-

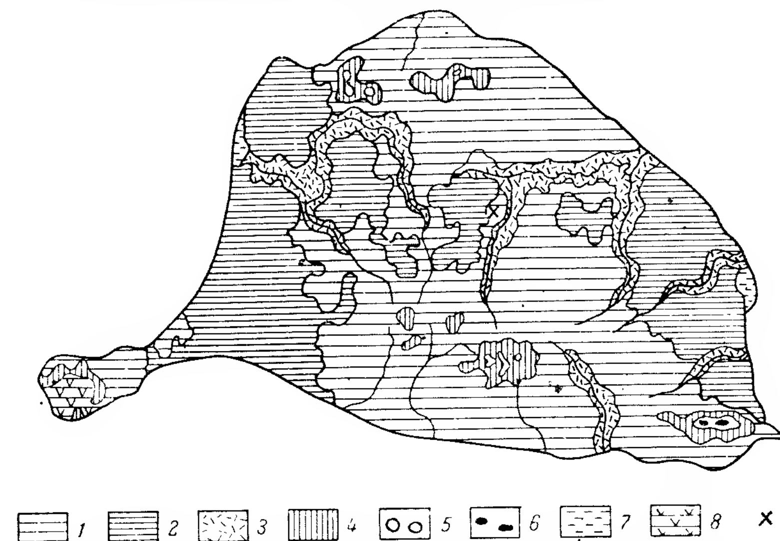


Схема современного растительного покрова о. Б. Ляховского.

1 — пятнистые злаково-ивово-моховые и полигональные мохово-разнотравные тундры на суглинках увалистой равнины в сочетании с термокарстовыми комплексами на невысоких водоразделах; *2* — злаково- и пушицево-гипновые тетрагональные болота в плоских недренируемых низинах; *3* — кочковатые и пятнистые злаково-кустарничково-лишайниково-моховые, дриадовые и злаково-разнотравно-моховые тундры на приречных склонах и дренированных участках надпойменных террас и пушицево-злаково- и осоково-гипновые болота на речных террасах; *4* — разнотравно-моховые и ожиково-злаково-моховые тундры на щебнисто-суглинистых почвах склонов гор и на невысоких возвышенностях с близким залеганием коренных пород; *5* — мохово-лишайниковые и разнотравно-лишайниково-моховые обедненные горные тундры и мохово-лишайниковая растительность каменистых россыпей склонов и поверхностей горных террас верхнего горнотундрового пояса; *6* — мохово-лишайниковые и лишайниковые горные полярные пустыни и лишайниковая растительность каменистых россыпей вершины г. Эмий-Тас; *7* — скудная растительность из *Puccinellia phryganodes* и *Stellaria humifusa* на илистых отмелях у моря; *8* — выходы гранитов на п-ове Кигилях; *9* — местонахождение исследованного ископаемого торфяника.

ческой тундры: много пыльцы *Cyperaceae*, *Gramineae*, *Caryophyllaceae*, *Ericaceae*, наличие пыльцы *Rubus chamaemorus* (см. табл. 2).

Далее, из находок мощных долинных торфяников, оказавшихся не единичным явлением на Новосибирских островах, следует, что в ту эпоху здесь существовали достаточно широкие пойменные пространства, может быть принадлежавшие дельтовым аллювиальным равнинам крупных водных артерий, поскольку такой совершенно однородный на большом протяжении и по всему разрезу мощный торф, который наблюдался нами на о. Ляховском, мог отложиться только в долине крупной реки с ее однообразным пойменным режимом. В малых реках такие торфяники образоваться не могли. Не формируются такие торфяники и в условиях внедолинных. Во внедолинных условиях мы видим в субарктических подзонах тундры плоскобугристые либо крупнобугристые болота с чередованием неоднородных, совсем различных по своему составу торфов мочажин и бугров. Крупные речные долины могли существовать в районе Новосибирских островов только при условии более северного положения береговой линии моря по сравнению с ее современным положением

соединения Новосибирского архипелага в единую сушу с материком. Там, где сейчас находятся о. Б. Ляховский и восточная часть о. Котельного, могли находиться приустьевые части Пра-Яны или другой большой реки. О наличии в прошлом сплошной суши, далеко выдвинутой на север, свидетельствуют также признаки резкой континентальности климата той местности, в которой образовался описанный нами торфяник. Об этом говорит расчлененность торфяника на бугры жильными льдами, таяние которых в результате вскрытия торфяника эрозией привело к образованию системы ложбин между буграми, причем часть из них имеет вид коридоров с отвесными стенками. Об этом же говорит сжатость, спрессованность торфа, констатированная в большинстве образцов, смятость его, в результате чего появилась пластинчатая структура, и т. п.

Эти выводы хорошо согласуются с современными представлениями о происхождении ископаемых льдов на Новосибирских островах и с палеогеографическими реконструкциями, выполненными для о. Б. Ляховского Романовским (1958).

Мощные ископаемые льды на Новосибирских островах широко известны, упоминания о них, их изображения вошли в учебники и в популярную литературу. Однако их происхождение с конца прошлого столетия по 50-е годы XX в. объяснялось неверно.

Первым описал толщи ископаемых льдов на о. Б. Ляховском А. А. Бунге (1887), посетивший остров в 1886 г. Он сделал тогда совершенно правильное заключение, что по генезису своему они сходны с наблюдавшимися им на Лене и на Яне жильными льдами, которые образовались «. . . посредством замерзания воды, проникающей в земляные трещины в течение продолжительного времени». Однако Толль (1897) не поддержал этой точки зрения и высказал свою версию, согласно которой эти льды являются остатками покровных ледников. Видимо, на формирование подобного взгляда повлияло то, что Толль наблюдал стену сплошного каменного льда на береговом уступе острова. К этой точке зрения примкнул не только К. А. Воллосович (1915), но и М. М. Ермолаев (1932), а затем и Б. Н. Городков. Однако точка зрения А. А. Бунге оказалась более соответствующей истине. Это стало очевидным в результате исследований экспедиции Института мерзлотоведения в 1952—1953 гг. (Втюрин и др., 1957) и Романовского в 1956 г. (Романовский, 1958, 1959, и др.), подтвердивших применимость в данном случае развитой А. И. Поповым (1952, 1953, 1958), Б. Н. Достоваловым (1952) и П. А. Шумским (1955, 1959) теории генезиса повторножильных льдов в условиях сурового континентального климата.

Можно считать установленным, что покровного оледенения на Новосибирских островах не было. Это и понятно, поскольку всю ледниковую эпоху район находился под непосредственным влиянием мощного сибирского антициклона (оформившегося уже в плиоцене, — см. Борисов, 1965), способствовавшего выхолаживанию суши при малом количестве осадков. Полное отсутствие ледниковых отложений на о. Б. Ляховском установлено Романовским (1958); В. И. Кайялайнен и Ю. Н. Кулаков (1965) констатировали то же для северной части Яно-Индигирской низменности, имеющей аналогичный геологический разрез и общие черты истории развития в четвертичный период. Выводы указанных исследователей, совпадающие с данными Е. М. Катасонова (Втюрин и др., 1957), А. И. Гусева (1961) и некоторых других геологов, рисуют четвертичную историю о. Б. Ляховского и северной части Яно-Индигирской низменности в следующих чертах.

После того как в неогеново-раннечетвертичное время на территории Яно-Индигирской низменности сформировались континентальные отложения с обилием растительных остатков, содержащих ель Воллосовича и других представителей лесной растительности с примесью более южных, теплолюбивых элементов, вместе с похолоданием климата началось незначительное погружение Яно-Индигирской низменности и о. Б. Ляховского; во время этого погружения на о. Б. Ляховском отлагались осадки лагунного комплекса, образовавшиеся в условиях сильно опресненной обширной мелководной лагуны, так же как и на территории Яно-Индигирской низменности, где обнаружены прибрежно-морские отложения (Хромской свиты), формировавшиеся в условиях заливов, лагун и речных дельт. Кайялайнен и Кулаков (1965) датируют их временем бореальной трансгрессии на севере Сибири. Анализ спор и пыльцы из отложений лагунного комплекса на о. Б. Ляховском, произведенный Н. Н. Романовским, свидетельствует о тундровых условиях в это время на прилегающих возвышенностях.

Затем море отступило и формирование осадков вступило снова в континентальную фазу, продолжающуюся по наше время. Геологические и палеонтологические данные говорят о том, что в течение длительного времени о. Б. Ляховский был соединен с Яно-Индигирской низменностью в единую сушу. Большую часть территории современного о. Б. Ляховского занимали в то время обширные плоские пространства, являвшиеся областью разливов крупной реки, отложившей наблюдающиеся здесь ныне толщи аллювия (основное русло этой реки, по данным Романовского, находилось вне современной территории острова). Современный пролив Дмитрия Лаптева, видимо, образовался в результате уже сравнительно недавней трансгрессии моря, поскольку, по данным для Яно-Индигирской низменности, кровля этих континентальных отложений совпадает с орографической поверхностью, а подошва уходит по уровень современного моря.

Состав пыльцы и спор, найденных в этой континентальной позднечетвертичной толще Н. Н. Романовским, характерен для тундры и лесотундры; в ней же найдены кости млекопитающих мамонтового комплекса. По Романовскому, потепление наблюдалось дважды. Первый раз — в начале этого периода (во время накопления отложений низкой поймы), когда отлагалась пыльца древесных пород со значительным участием *Picea* и *Pinus*, при общем преобладании *Betula* и *Alnus*. После этого наступило похолодание, приведшее к формированию отложений высокой полигональной поймы с мощными скоплениями повторножильных льдов. В их полигональную сеть включены столбы мелкозема. Эти отложения доходят в западной части острова до уровня моря, где на обрывах можно видеть стены льда, принятые Э. В. Толлем, М. М. Ермолаевым и другими за пластовый фирновый лед.

Наступившее затем новое потепление привело к развитию термоэрозионных размывов этих отложений и к образованию котловин-аласов, в которых сформировались аласные отложения. К этому времени приурочено формирование и описанного нами торфяника. Как и в наших образцах, анализы пыльцы и спор, произведенные Н. Н. Романовским, показали абсолютное преобладание пыльцы *Alnus*, *Betula* и *Salix* при весьма небольшом количестве пыльцы *Pinus*.

Мы видим, что наши выводы, основанные на анализе изученного нами ископаемого торфяника, вполне укладываются в схему четвертичной истории острова, нарисованную геологами. К сходным выводам пришла и Вангенгейм (1963), изучившая фауну четвертичных млекопитающих о. Б. Ляховского по сборам В. Д. Лебедева.

Заключение

Ископаемый торфяник, описанный на о. Б. Ляховском, образовался в условиях аллювиального режима в долине крупной реки (Пра-Яны?) в эпоху послеледниковья, когда линия морского побережья проходила много севернее современной и острова Новосибирского архипелага сливались между собой и с севером азиатского материка в единую сушу. В это время на о. Б. Ляховском господствовала растительность, сходная с современным растительным покровом подзоны субарктической тундры. Поскольку в настоящее время о. Б. Ляховский относится по расти-

тельному покрову к подзоне арктической тундры в ее наиболее северном варианте, наши данные говорят о значительном смещении к северу растительных подзон в период образования ископаемого торфяника.

Наличие долинных ископаемых торфяников на Новосибирских островах, относящихся к позднечетвертичному времени, хорошо согласуется с современными представлениями о природе ископаемых льдов на этих островах, как повторножильных образований, сформировавшихся на аллювиальных равнинах в условиях сурового континентального климата.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1937). Тундры правобережья реки Попигай. Аркт. инст., 63. — Александрова В. Д. (1963). Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского. Тр. Аркт. и Антаркт. н.-и. инст., 224. — Борисов А. А. (1965). Палеоклиматы территории СССР. — Бунге А. А. (1887). Предварительный отчет об экспедиции на Новосибирские острова. Изв. Русск. геогр. общ., 23, 5. — Вангенгейм Э. Ш. (1963). Фауна четвертичных млекопитающих о. Большого Ляховского. Тр. Аркт. и Антаркт. н.-и. инст., 224. — Воллосович К. А. (1915). Мамонт острова Большого Ляховского (Новосибирские острова). Зап. имп. Минералог. общ., сер. 2, 50. — Втюрин Б. И., И. Ф. Григорьев, Е. М. Катасонов и др. (1957). Местная стратиграфическая схема четвертичных отложений побережья моря Лаптевых. Тр. междуведомств. совещ. по стратигр. Сибири. — Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). Растит. Крайн. Севера СССР и ее освоение, 2. — Гусев А. И. (1961). Стратиграфия четвертичных отложений Приморской равнины. Матер. совещ. по изуч. четвертичн. периода, 111. — Достовалов Б. Н. (1952). О физических условиях образования морозобойных трещин и развития трещинных льдов в рыхлых породах. В сб.: Изучение вечной мерзлоты в Якутской республике, 3. — Ермолаев М. М. (1932). Геологический и геоморфологический очерк острова Большого Ляховского. Тр. СОПС АН СССР, сер. Якутская, 7. — Кайялайнен В. И. и Ю. Н. Кулаков. (1965). Основные черты истории геологического развития Яно-Индигирской (Приморской) низменности в неогенчетвертичное время. Тр. Н.-и. инст. геолог. Арктики, 143. — Попов А. И. (1952). Морозобойные трещины и проблема ископаемых льдов. Тр. Инст. мерзлотовед. АН СССР, 9. — Попов А. И. (1953). Особенности литогенеза аллювиальных равнин в условиях сурового климата. Изв. АН СССР, сер. геогр., 2. — Попов А. И. (1958). Особенности литогенеза аллювиальных равнин в условиях сурового климата. Изв. АН СССР, сер. геогр., 2. — Романовский Н. Н. (1958). Палеогеографические условия образования четвертичных отложений острова Большого Ляховского (Новосибирские острова). Вопр. физ. геогр. полярн. стран, 1. — Романовский Н. Н. (1959). Четвертичные отложения острова Большого Ляховского и северной части Яно-Индигирской низменности. Автореф. диссерт. МГУ, М. — Тихомиров Б. А. (1941). О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. Матер. по ист. флоры и растит. СССР, 1. — Тихомиров Б. А. (1958). Некоторые вопросы динамики поверхностных образований Арктики в связи с генезисом бугров — байджарахов. Вопр. физ. геогр., 2. — Толль Э. В. (1897). Ископаемые ледники Новосибирских островов. Зап. имп. Русск. геогр. общ. по общ. геогр., 32, 1. — Шумский П. А. (1955). Основы структурного ледоведения. — Шумский П. А. (1959). Основы геокриологии.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

A fossil peat-bog on the Boljshoy Liakhovskiy Island (Novosibirskiye Isles) was investigated.

It was shown by the identification of micro-remnants of vascular plants, mosses and wood, as well as by the spore-pollen analysis that the peat-bog was formed under the conditions of alluvial regime in the valley of a large river of the archipelago during the Postglacial, when the islands were fused with one another and with the northern extremity of Asiatic continent to form a single continuous stretch of dry land. The vegetation at that time was more thermophilous than at the present time; it was similar to the recent vegetation of the subarctic tundra, situated 1.5—2.0° to the south of the Novosibirskiye Isles.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.141/.002.6/003.3 : 631.175 : 581.526.45

А. О. Джалилова

О ЗНАЧЕНИИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ПРИ УСТАНОВЛЕНИИ ОБЩЕГО ВЕСА НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ ЛУГОВОГО СООБЩЕСТВА

A. O. JALILOVA. ON THE SIGNIFICANCE OF THE DETERMINATION OF SEED PRODUCTIVITY FOR THE ESTIMATION OF THE TOTAL WEIGHT OF THE SUPERTERRANEAN BIOMASS OF A MEADOW COMMUNITY

За последнее время уделяется большое внимание вопросам продуктивности растительных сообществ (Калинина, 1954; Семенова-Тян-Шанская, 1960а, 1960б; Семенова-Тян-Шанская и Никольская, 1960; Сочава и др., 1962; Голубев, 1963; Ремезов и др., 1963; Понятовская, 1964; Родин, Базилевич, 1965, и др.).

Наше исследование касается методики определения общего веса надземной биомассы травянистых сообществ.

При определении продуктивности надземной части сообщества обычно учитывается воздушно-сухой вес травянистых растений, мха, мертвых растительных остатков. Весу семян как существенному элементу общей продуктивности при этом придается мало значения. Между тем некоторая часть полного урожая семян неизбежно теряется при естественном обсеменении до укоса, срезании пробных укосов, в процессе их разборки, сушки и т. д. Величина потери в пересчете на га может быть большой. Для правильной оценки общей продуктивности необходим и весовой учет всей семенной продукции, производимой растительным сообществом.

Наша работа, посвященная этому вопросу, выполнена в 1965 г. на стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Карельский перешеек, Ленинградская область).

Объектом исследования был выбран участок сеяного выродившегося мелкозлаково-разнотравного луга с преобладанием *Agrostis vulgaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Alchemilla pastoralis* и участием *Alopecurus pratensis*. Подобного типа луга характерны для Карельского перешейка (Ниценко, 1955; Козлова, 1956; Матвеева и Семенова-Тян-Шанская, 1960, и др.). Однородность травостоя изучаемого лугового сообщества, его флористический состав и структура подробно охарактеризованы в работе В. Н. Макаревич (1963).

Общая надземная биомасса учтена нами во время максимального развития мелкозлаково-разнотравной ассоциации (в июле) следующим методом. На участке, типичном для данной растительной группировки, размером 400 м², травостой срезался на уровне почвы с площадок 25×25 см в 20-кратной повторности. Укосы разбирались на зеленую массу, мхи и мертвые растительные остатки (сухие побеги и подстилка). Из зеленой массы выделялись и обмолачивались плодоносящие побеги. После воздушной сушки получен вес всех составных частей укоса. Собранный материал обработан вариационно-статистически.

Проведенные определения коэффициента изменчивости (V) и степени точности (P) полученных данных показали, что при вычислении среднего веса общей надземной биомассы и составных ее частей (зеленая масса, семена, мертвые растительные остатки) достаточно 20 повторностей. При вычислении среднего показателя массы мха эта повторность для данной ассоциации недостаточна, так как моховой покров распределен по площади неравномерно (на 6 учетных площадках мохового покрова не было, на остальных вес мха колебался от 0.15 до 4.15 г). В связи с этим средний вес, определенный для 14 проб, не был достаточно точным (P=17%), а коэффициент изменчивости оказался большим (66.6%).

ТАБЛИЦА 1

Общая надземная биомасса мелкозлаково-разнотравной ассоциации

	Вес биомассы				
	в граммах на площадку 25 × 25 см			в граммах на 1 м²	в центнерах на 1 га
	M ± m	V (в %)	P (в %)		
Общая надземная биомасса	51.6±1.53	13.3	2.9	825.6	82.5
В том числе: зеленая масса (вегетативные и генеративные побеги)	35.7±1.2	14.0	3.4	571.2	57.1
семена	1.1±0.07	6.9	7.1	17.6	1.8
мох	1.2±0.2	66.6	17.0	19.2	1.9
мертвые растительные остатки	13.6±1.02	34.0	7.6	217.6	21.7

Полученные средние весовые данные по общей надземной биомассе и составным ее частям перечислены на 1 м² и на 1 га (табл. 1).

Из приведенных в табл. 1 данных следует, что с учетной площади получено общей надземной биомассы в среднем 51.6 г, в пересчете на 1 м² — 825.6 г и в пересчете на 1 га 82.5 ц. Большую часть ее, 69.2%, составила зеленая масса растений (в зеленой массе преобладали по весу вегетативные побеги).

Содержание мхов в укосе небольшое, в среднем 1.2 г, т. е. 19.2 г на 1 м² или 1.9 ц на 1 га. Мертвых растительных остатков в пробе довольно много, а в среднем 13.6 г, т. е. 217.6 г на 1 м² или 21.7 ц на 1 га.

Определение среднего веса семян, созревших ко времени укоса, показало, что в укосе их 1.1 г, на 1 м² 17.6 г и на 1 га 1.8 ц, т. е. примерно столько же, сколько и мхов (табл. 1). От всей надземной биомассы семена составили 1.1%, мхи — 2.3%. Из-за неравномерного распределения плодоносящих побегов в сообществе вес семян в укосах колебался в пределах 0.26—1.81 г.

Виды, входящие в состав данной ассоциации, в момент срезания укосов находились в разных фенологических фазах. Одни из них цвели (*Agrostis vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Trifolium repens*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Galium mollugo*, *Campanula patula*, *Stellaria graminea* и др.) или находились в фазе бутонизации (*Centaurea jacea*, *Hypericum maculatum* и др.).

ТАБЛИЦА 2

Семенная продуктивность видов, плодоносивших и частично осыпавшихся к моменту укоса в мелкозлаково-разнотравной ассоциации

	Вес семян				
	в граммах на площадку 25 × 25 см			в граммах на 1 м²	в центнерах на 1 га
	M ± m	V (в %)	P (в %)		
Вес семян в пробном укосе надземной массы	1.1±0.07	6.9	7.1	17.6	1.8
Полная семенная продуктивность сообщества (пересчет веса семян на 1 плодоносящий побег и на единицу площади)	1.6±0.16	43.1	10	25.6	2.6
Расхождение между полной семенной продуктивностью сообщества и весом семян в пробном укосе	0.5±0.03	37.0	9	8.0	0.8

Многие плодоносили (*Trifolium pratense*, *T. spadiceum*, *Cerastium caespitosum*, *Ranunculus auricomus*, *Plantago lanceolata*, *Veronica chamaedrys*, *Viola canina*, *Luzula multiflora*, *Carex pallescens*) и семена частично осыпались (*Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis*, *Rumex acetosa*, *Alchemilla pastoralis*, *Rhinanthus minor*).[1] Таким образом, в данном случае можно было ожидать некоторую потерю семян рано созревших видов, а следовательно и снижение учтенного общего веса надземной массы травостоя по сравнению с действительным.

[1] Семена у отмеченных видов обычно начинают осыпаться в конце июня—начале июля.

Учтенное количество площадок в полной мере отразило флористическое разнообразие травостоя (53 вида) и позволило судить о фенологической фазе каждого компонента. Несколько хуже обстояло дело с количественным учетом генеративных побегов плодоносящих видов. Из-за неравномерного распределения их в травостое принятая повторность не дала правильного представления о численности генеративных побегов отдельных видов. Так, при наличии 29 видов, находившихся в генеративной фазе, на четырех пробных площадках встречены генеративные побеги 6 видов; на трех — 7 видов; на двух — 8 видов; на шести — 9 видов; на одной — 10 видов; на одной — 12 видов и на трех — 13 видов. Количество побегов по пробам колебалось от 4 до 174 (*Anthoxanthum odoratum*), от 5 до 64 (*Agrostis vulgaris*) и от 1 до 11 (другие виды).

Если для установления продуктивности надземной части всего сообщества принятая повторность была достаточной, то для учета числа плодоносящих побегов отдельных видов она оказалась недопустимо малой. Даже у доминирующего вида *Anthoxanthum odoratum* среднее число плодоносящих побегов в укосе определено с недостаточной точностью ($M \pm m = 29.7 \pm 4.8$; $P = 16.2\%$; $V = 67\%$). Однако относительно общего урожая семян сообщества некоторые выводы сделать можно.

Для определения полной семенной продуктивности рано созревших компонентов собирались без выбора по 100 еще не начавших обсеменяться генеративных побегов каждого плодоносящего вида ассоциации. Обмолоченные и доведенные до воздушно-сухого состояния семена взвешивались. Вес семян одного генеративного побега и плодоносящих видов для каждого укоса получен путем пересчета.

Полная семенная продуктивность растений видов, плодоносивших и частично осыпавшихся к моменту укоса, вычисленная описанным методом, составила в среднем на пробу 1.6 г ($P = 10\%$), 25.6 г на 1 м² и 2.6 ц на 1 га. Расхождение между весом семян, вынесенных с учетными образцами надземной массы и полным их урожаем к моменту укоса составляло в среднем 0.8 г ($P = 9\%$) или 80 кг при пересчете на 1 га (табл. 2). Это различие в показателях следует объяснить опадением семян при естественном обсеменении (потеря семян при срезании и разборке укосов не допускалась). Установленная таким образом и причисленная к первоначально определенной общей надземной биомассе в 82.5 ц/га (табл. 1) поправка на потерю семян увеличивает ее (биомассу) до 83.3 ц/га, т. е. дает более правильное представление о ней.

Таким образом, даже из разового определения общего веса надземной части травостоя видна ошибка, возникающая при установлении общей надземной биомассы без дополнительного учета семенной продуктивности плодоносящих и обсеменившихся видов.

Урожай семян зависит от погодных факторов и меняется от года к году (Работнов, 1950, 1960). Погодные условия сказываются также и на скорости обсеменения растений. В отдельные годы, особенно сухие и ветреные, рано цветущие виды, такие как *Anthoxanthum odoratum*, *Rhinanthus minor*, *Rumex acetosa*, *Luzula multiflora* и другие к середине или концу второй декады июля могут полностью обсемениться. В таком случае расхождение между полной семенной продуктивностью и весом семян в укосе может быть более значительным.

Проведенное исследование показывает, что при изучении продуктивности надземной части сообщества наравне с другими составными частями биомассы следует учитывать и урожай семян. При выявлении полной продуктивности сообщества необходимо выяснять семенную продуктивность всех его компонентов в течение вегетационного периода. В противном случае полученные показатели не будут отражать полную биологическую продуктивность сообщества.

Литература

Голубев В. Н. (1963). К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова луговой степи. Бот. журн., 3. — Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс., 60. — Козлова Г. И. (1956). Некоторые предварительные выводы о лугах Карельского перешейка. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., геогр. и геолог., 18, 3. — Макаревич В. Н. (1963). Влияние на луговой травостой способов его использования. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 14. — Матвеева Е. П. и А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1960). Ботанико-кормовая характеристика природных районов Ленинградской области. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 12. — Ниценко А. А. (1955). Луга Ленинградской области и меры их улучшения. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., геогр. и геолог., 10, 4. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. В кн.: Полевая геоботаника, III. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 6. — Работнов Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. В кн.: Полевая геоботаника, II. — Ремезов Н. П., Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич. (1963). Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота наземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса. Бот. журн., 6. — Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. (1965). Динамика

органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1960). Динамика накопления и разложения мертвых растительных остатков в лугово-степных ценозах. Бот. журн., 9. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1960б). Взаимоотношение между живой зеленой массой и мертвыми растительными остатками в луговых и степных сообществах. Журн. общ. биолог., 21, 2. — Семенова-Тян-Шанская А. М., Н. И. Никольская. (1960). Состав и динамика надземной массы травостоев на луговых степях и лесных полянах Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. заповедн., 6. — Сочава В. Б., В. В. Липатова и А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. журн., 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 IV 1966).

СООБЩЕНИЯ

УДК 681.2 : 582.865 (47)

Д. Б. Архангельский

О ПЫЛЬЦЕ ВОЛЧЕЯГОДНИКОВЫХ *THYMELAEACEAE* JUSSIEU СОВЕТСКОГО СОЮЗА

С 1 рисунком и 2 таблицами рисунков

D. B. ARCHANGELSKY. ON THE POLLEN OF *THYMELAEACEAE* JUSSIEU OF THE SOVIET UNION

Волчеягодниковые (*Thymelaeaceae* Jussieu) на территории Советского Союза представлены 39 видами кустарников и трав, принадлежащих к 7 родам самого крупного и наиболее прогрессивного подсемейства *Thymelaeoideae* Domke (Победимова, 1941—1954; Головач и Соколов, 1958; Короткова, 1959; Шхиян, 1962; Гамаюнова, 1963). Все 7 родов относятся лишь к 2 трибам этого подсемейства — *Daphneae* Domke и *Gnidieae* Domke.

К трибе *Gnidieae* принадлежит только 1 род — *Thymelaea* P. Miller, представленный в СССР единственным видом *T. passerina* (L.) Coss. et Germ. (секция *Lygia* Fasano), 6 родов входят в состав трибы *Daphneae*. Роды *Restella* Pobed. и *Stellera* L. представляют подтрибу *Wikstroeminae* Domke, род *Daphne* L. — подтрибу *Daphninae* и 3 рода — *Dendrostellera* Van-Tieghem, *Stelleropsis* Pobed. и *Diarthron* Turcz. составляют всю подтрибу *Dendrostellerinae* Domke. Значительное число видов *Dendrostellerinae* (16 из 22) указываются только для нашей флоры, а некоторые из них являются эндемами (ряд *Angustifoliae* Pobed. рода *Dendrostellera*, род *Stelleropsis*, кроме *S. iranica* Pobed.). Также эндемом является монотипный род *Restella*. Род *Daphne* представлен 19 видами, из них 10 являются эндемическими.

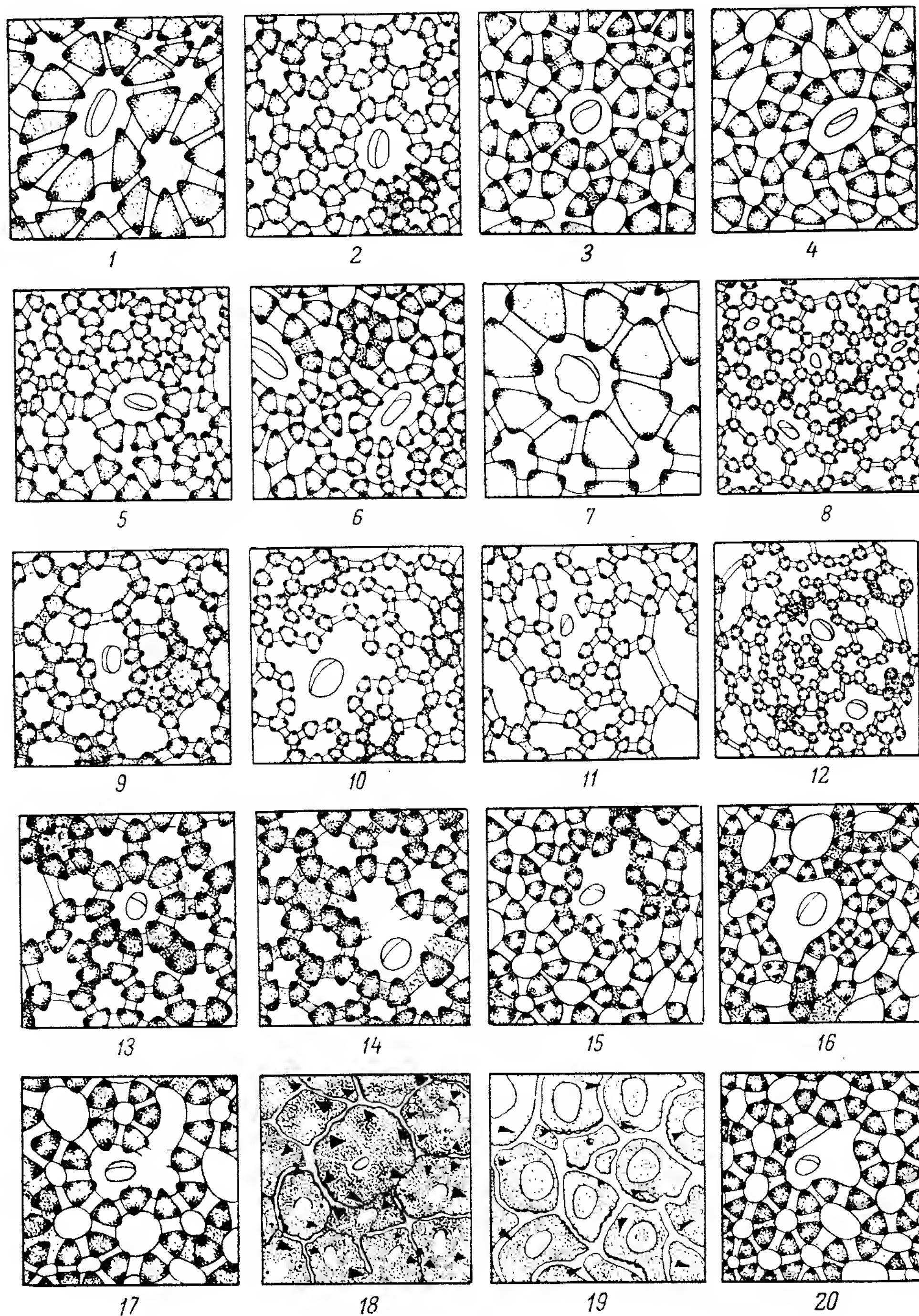
Основными центрами распространения Волчеягодниковых в СССР являются Кавказ, Средняя Азия и Дальний Восток. Во флоре Европейской части нашей страны известны лишь 3 рода — *Daphne*, *Diarthron* и *Thymelaea*.

Особого народнохозяйственного значения наши кустарниковые *Thymelaeaceae* не имеют в виду очень небольших размеров их древесных частей. Однако некоторые виды, например *Daphne mezereum* L. и *Stellera chamaejasme* L., находят применение в медицине, а многие виды *Daphne* пользуются большим вниманием среди садоводов. Большая часть наших видов является ядовитыми растениями, а некоторые из них — сорные (*Thymelaea passerina*, *Diarthron linifolium* Turcz., *D. vesiculosum* C. A. Mey.).

В результате исследования пыльцевых зерен всех 7 родов *Thymelaeaceae* Советского Союза нами составлен ключ для определения их по пыльцевым зернам.[1] Сведения по морфологии оболочек пыльцевых зерен родов *Thymelaeaceae* могут быть использованы для целей спорово-пыльцевого анализа и для систематики растений благодаря возможности определения по пыльцевым зернам родов и даже видов из этого семейства.

Пыльцевые зерна всех родов Волчеягодниковых Советского Союза относятся к одному типу, характерному почти для всего подсемейства *Thymelaeoideae* (Архангельский, 1966). Скульптура пыльцевых зерен наших Волчеягодниковых несколько отличается от типичной звездчатой или «кротоноидной» скульптуры, характерной для большинства зарубежных родов этого семейства (см. рисунок). Прежде всего элементы скульптуры у исследованных родов всегда очень мелкие и трудны для рассмотрения. Пластинки покрова, за редким исключением, очень плохо заметны также в результате развития надпокровного слоя над всей сеткой из этих пластинок. В некоторых случаях надпокровный слой покрывает и непоровые лакуны или же он представлен мелкими или крупными наплывами над несколькими соседними пластинками. Надпокровный слой может быть также резко выражен вокруг поровых лакун, тогда число пластинок в поровых ячеях установить очень трудно. По числу пор и размерам пыльцевых зерен

[1] Остались не исследованными 3 вида — *Dendrostellera macrorhachis* Pobed., *Stelleropsis issykulensis* Pobed., *S. turcomanica* (E. Czerniak.) Pobed.



Звездчатая скульптура экзины у пыльцевых зерен некоторых видов Волчеягоднико-вых. (Увел. 3750).

1 — *Dirca palustris* L.; *2* — *Lasiadenia rupestris* Benth.; *3* — *Linodendron lagetta* Griseb.; *4* — *Funifera brasiliensis* Nevl.; *5* — *Synaptolepis oliverniana* Gilg.; *6* — *Kelleria dieffenbachii* (Hook.) Endl.; *7* — *Ovidia pillopillo* Meisn.; *8* — *Rhamnoneuron balansae* (Drake) Gilg.; *9* — *Eriosolena involucrata* Van-Tiegh.; *10* — *Daphne laureola* L.; *11* — *D. kamtschatica* Maxim.; *12* — *D. mezereum* L.; *13* — *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ.; *14* — *Stellera chamaejasme* L.; *15* — *Diarthron linifolium* Turcz.; *16* — *Restella albertii* (Rgl.) Pobed.; *17* — *Dendrostellera arenaria* Pobed.; *18* — *Amyxa pluricornis* (Radkl.) Domke; *19* — *Gonystylus bancanus* (Teijsm. et Binnend.) Miq.; *20* — *Stelleropsis tianschanica* Pobed.

Детали морфологического строения пыльцевых зерен видов[1]

Роды и виды	Размер пыльцевых зерен	Число пор, их размер	Расстояние между порами	Толщина экзины	Пластинки, их размер и расположение	Сетка	Поровые ячеи: число пластинок	Поровые ячеи: размер ячей
Diarthron Turcz.								
D. vesiculosum (Fisch. et Mey.) C. A. Mey.	16.8—21.6	16—20; до 1.08	2.8—3.6	До 2.4	До 0.6, плотно.	Густая, мелкая.	8—10	2.4—3.0
D. linifolium Turcz.	28.0—30.8	24; 0.6—0.9	3.6—4.8	3.0—3.6	До 0.6, неплотно.	Редкая, крупная.	12—14	До 3.6
Stelleropsis Pobed.								
S. altaica (Thieb.) Pobed.	22.4—25.2	12; 0.9—1.2	5.6—7.0	До 3.6	0.9—1.2, плотно.	» »	12—14	До 3.6
S. tarbagataica Pobed.	26.4—29.4	12; 1.5—1.8	4.9—5.6	До 3.0	1.2—2.4, неплотно.	» »	12—14	4.8—6.0
S. tianschanica Pobed.	24.0—25.2	12; до 1.2	4.8—6.0	2.4	До 1.2, неплотно.	Очень редкая и крупная.	12—14	До 4.8
S. antoninae Pobed.	22.4—24.0	12; до 1.2	4.2—4.8	1.8	0.9, плотно.	Густая, мелкая.	16	3.6—4.2
S. iranica Pobed.	25.2	12; до 1.2	5.6—6.0	2.4	0.6—0.9, неплотно.	» »	14	До 3.6
Dendrostellera Van-Tiegh.								
D. stachyoides (Schrenk) Van-Tiegh.	24.0—28.0	14; до 1.2	5.6—7.0	2.4	0.6—0.9, плотно.	Густая, крупная.	10	До 4.8
D. arenaria Pobed.	19.6—21.6	12—14; 1.08—1.2	4.2—5.6	1.8	0.6—0.9, неплотно.	» »	10—16	До 3.6
D. linearifolia Pobed.	15.8—22.4	12; 0.6—0.9	3.6—4.2	2.4	1.2—1.5, неплотно.	Густая, мелкая.	10	2.4
D. olgae Pobed.	19.6—21.6	14; до 1.2	4.2—4.8	До 2.4	1.5—1.8, неплотно.	» »	12—14	До 3.6
D. turcmenorum Pobed.	19.6—21.6	14—16; 0.9	4.8—6.0	1.8	0.9—1.2, неплотно.	» »	10—12	4.2
D. glaucescens Pobed.	21.6—22.4	14; до 2.4	4.2—5.6	До 3.0	0.9—1.2, неплотно.	Редкая, крупная.	10—16	До 6.0
D. persica (Boiss.) Pobed.	22.4—25.2	14; до 1.2	5.6—6.0	2.4	0.9—1.08, неплотно.	Густая, мелкая.	12—14	До 4.2
D. ramosissima Pobed.	19.6—21.6	14; 1.2	5.6	2.4	0.6—0.8, неплотно.	Очень густая и мелкая.	14—16	До 3.6
D. lessertii (Wikstr.) Van-Tiegh.	22.4—25.2	14; 1.5—1.8	4.2—5.6	3.0	0.6, неплотно.	Редкая, крупная.	10—15	3.6

[1] Все размеры даны в микронах.

наши роды, а тем более виды иногда слабо различаются. Поэтому основными диагностическими признаками родов по пыльце служат характер сетки (редкая или густая) и степень развития надпокровного слоя. В некоторых случаях признаком рода является расстояние между порами. Также важным палинологическим признаком для диагностики родов оказывается многолучевая форма поровых лакун. В пределах каждого исследованного вида, а также у каждого пыльцевого зерна, можно наблюдать зарастание поровых лакун с переходом от пяти- к трехлучевым лакунам. Исключением является *Thymelaea passerina*, пыльцевые зерна которой характеризуются округлыми поровыми лакунами. Некоторые пыльцевые зерна этого вида имеют и четырехлучевые поровые лакуны.

Среди изученных нами видов очень резко выделяются по своим пыльцевым зернам *Thymelaea passerina*, *Diarthron linifolium* и *D. vesiculosum*, *Stellera chamaejasme*, *Restella albertii*, *Stelleropsis tarbagataica* и *S. antoninae*, *Dendrostellera turcmenorum*, *D. stachyoides* и *D. linearifolia*. Детали строения оболочек пыльцевых зерен исследованных видов *Dendrostellera*, *Diarthron* и *Stelleropsis* описываются в таблице.

Препараты пыльцы всех изученных нами видов хранятся в Спортеке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ THYMELAEACEAE JUSSIEU СОВЕТСКОГО СОЮЗА ПО ПЫЛЬЦЕВЫМ ЗЕРНАМ

1. Пыльцевые зерна 30-, реже 24-поровые, 32.4—39.2 μ в диаметре, расстояние между порами 3.6—4.8 μ, экзина 3.6—4.2 μ толщины, столбики цилиндрические, до 2.4 μ длины; сетка очень густая, мелкая, но с крупными поровыми лакунами, до 2.4 μ в диаметре, поровые лакуны округлые, реже четырехлучевые, надпокровный слой толстый по сетке и покрывает некоторые самые мелкие непоровые лакуны, хорошо видны контуры только единичных пластинок покрова . . . . *Thymelaea* P. Miller (табл. I, 1—2).

\+ Пыльцевые зерна 12—20-, реже 8- или 24-поровые, 15.8—30.8 μ, реже от 33.6 до 42.0 μ в диаметре, расстояние между порами 4.2—8.4 μ, редко 1.8—3.6 μ, экзина 1.5—3.0 μ, редко до 3.6—4.2 μ толщины, столбики цилиндрические или бокаловидные, реже булавовидные 1.2—1.8 μ, реже 2.0—2.4 μ или 0.6—0.9 μ длины; сетка редкая и крупная, с относительно мелкими поровыми лакунами, 1.2—1.8 μ, редко до 3.6 μ в диаметре, поровые лакуны пяти-двухлучевые, надпокровный слой тонкий по сетке или в виде мелких наплывов над несколькими соседними пластинками покрова, с утолщениями вокруг поровых лакун (кольцо), хорошо видны многие пластинки покрова . . . . 2.

2. Пыльцевые зерна 12-, редко 8- или 16-поровые, надпокровный слой тонкий по сетке с утолщениями особенно вокруг поровых лакун; пластинки крупные, до 1.4—1.8 μ, контуры их большей частью хорошо видны, неплотно расположены . . . . *Daphne* L.[1]

\+ Пыльцевые зерна 16—20-, реже 14- или 24-поровые, надпокровный слой прерывистый, представлен мелкими наплывами или утолщениями в виде кольца вокруг поровых лакун; пластинки мелкие, до 0.6—0.9 μ, контуры их не всегда видны, чаще плотно расположены . . . . 3.

3. Пыльцевые зерна 16-поровые, расстояние между порами 4.2—5.6 μ, экзина 1.8—2.4 μ толщины, столбики бокаловидные или цилиндрические, неплотно стоящие . . . . 4.

\+ Пыльцевые зерна 18—24-, редко 14—16-поровые, расстояние между порами 2.8—3.6 μ или 5.6—7.0 μ, экзина 2.4—3.6 μ толщины, столбики цилиндрические, плотно стоящие . . . . 5.

4. Поровые лакуны 5—4-лучевые, сетка густая, мелкая, экзина 1.8 μ толщины, столбики узкие, бокаловидные, сливающиеся головками, надпокровный слой тонкий, по сетке с более или менее крупными утолщенными наплывами, пластинки крупные, от 1.2 до 1.5 μ, хорошо видны . . . . *Restella* Pobed. (табл. I, 9—10).

\+ Поровые лакуны 3—2-лучевые, сетка редкая, крупная, экзина 2.4 μ толщины, столбики широкие, цилиндрические, головками не сливаются, надпокровный слой закрывает и самые мелкие непоровые лакуны; пластинки мелкие, 0.6—0.9 μ, плохо видны . . . . *Stellera* L. (табл. I, 3—4).

5. Пыльцевые зерна 14—16-поровые, поровые лакуны 4—3-, реже 5- или 2-лучевые, экзина 2.4—3.0 μ толщины, расстояние между порами 3.6—7.0 μ; сетка густая, мелкая или с крупными поровыми лакунами, надпокровный слой толстый по сетке, часто покрывает многие непоровые лакуны, контуры пластинок не резко выражены . . . . *Dendrostellera* Van-Tiegh. (табл. II).

\+ Пыльцевые зерна 18—24-поровые, поровые лакуны 5—2-лучевые, экзина 1.8—2.4 μ, реже до 3.6 μ толщины, расстояние между порами 2.8—3.6 μ или 4.2—5.6 μ, редко до 6.0—7.0 μ, сетка редкая и крупная, надпокровный слой тонкий или толстый по сетке, иногда покрывает единичные непоровые лакуны, контуры пластинок часто очень резко выражены . . . . 6.

[1] Палинологическому исследованию видов *Daphne* будет посвящена следующая наша публикация.

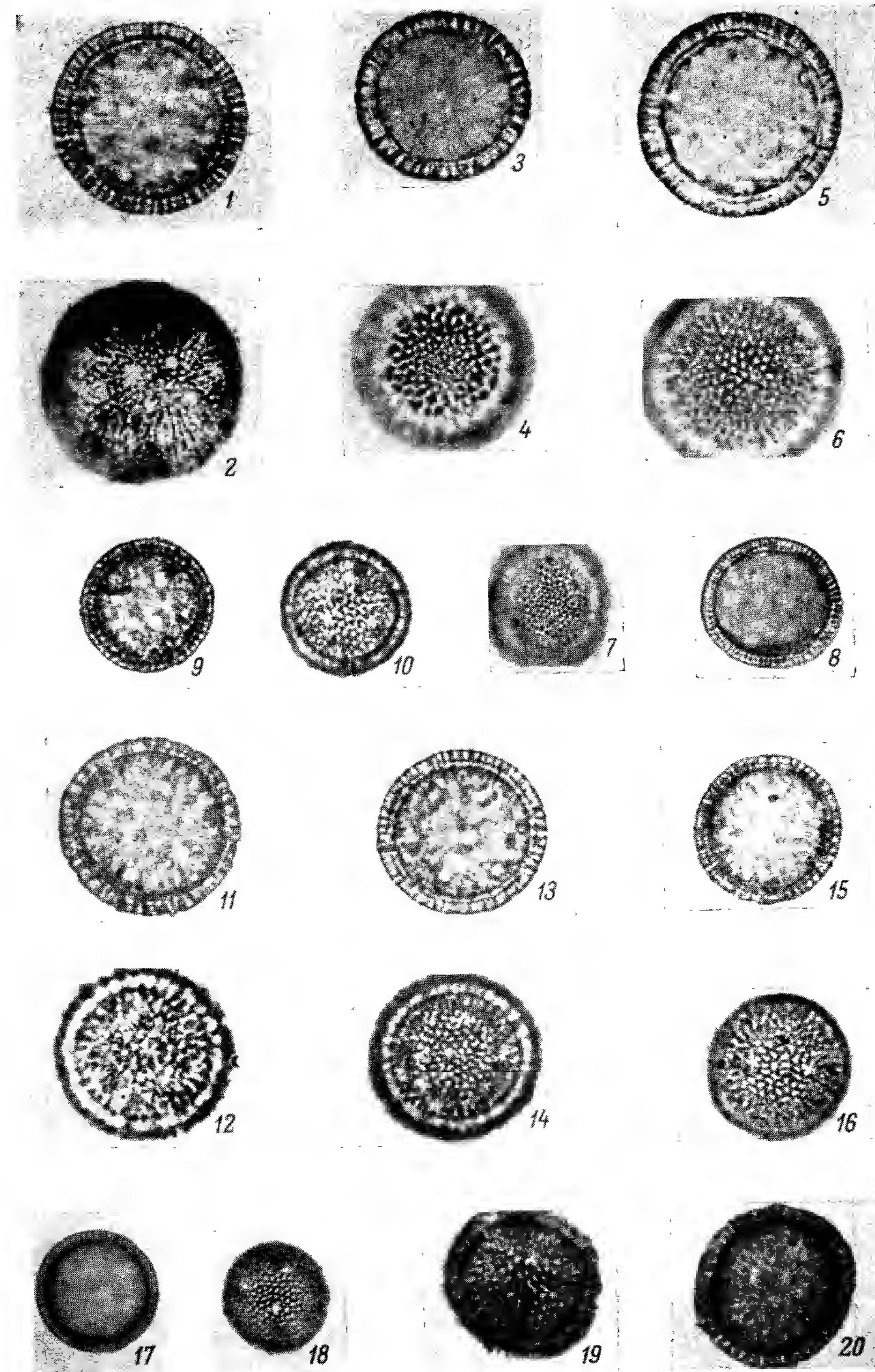


Таблица I

Пыльцевые зерна видов *Thymelaea*, *Stellera*, *Diarthron*, *Restella* и *Stelleropsis*.
1, 2 — *Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ., А. А. Гроссгейм и др.; *3, 4* — *Stellera chamaejasme* L., В. В. Липатова; *5, 6* — *Diarthron linifolium* Turcz., Г. Н. Потанин; *7, 8* — *D. vesiculosum* C. A. Mey., № 336, Ю. Н. Воронов (типовой материал); *9, 10* — *Restella albertii* (Rgl.) Pobed., А. Регель; *11, 12* — *Stelleropsis tarbagataica* Pobed., А. Шренк; *13, 14* — *S. iranica* Pobed., Герб. Бунге, Изотип?; *15, 16* — *S. tianschanica* Pobed., А. Н. Краснов; *17, 18* — *S. antoninae* Pobed., № 95, А. Г. Борисова; *19, 20* — *S. altaica* (Thieb.) Pobed., А. Регель. Все микрофотографии сделаны с помощью микроскопа МБИ-6 с пыльцевых зерен, обработанных по методу Эрдтмана, при увеличении в 1000 раз.

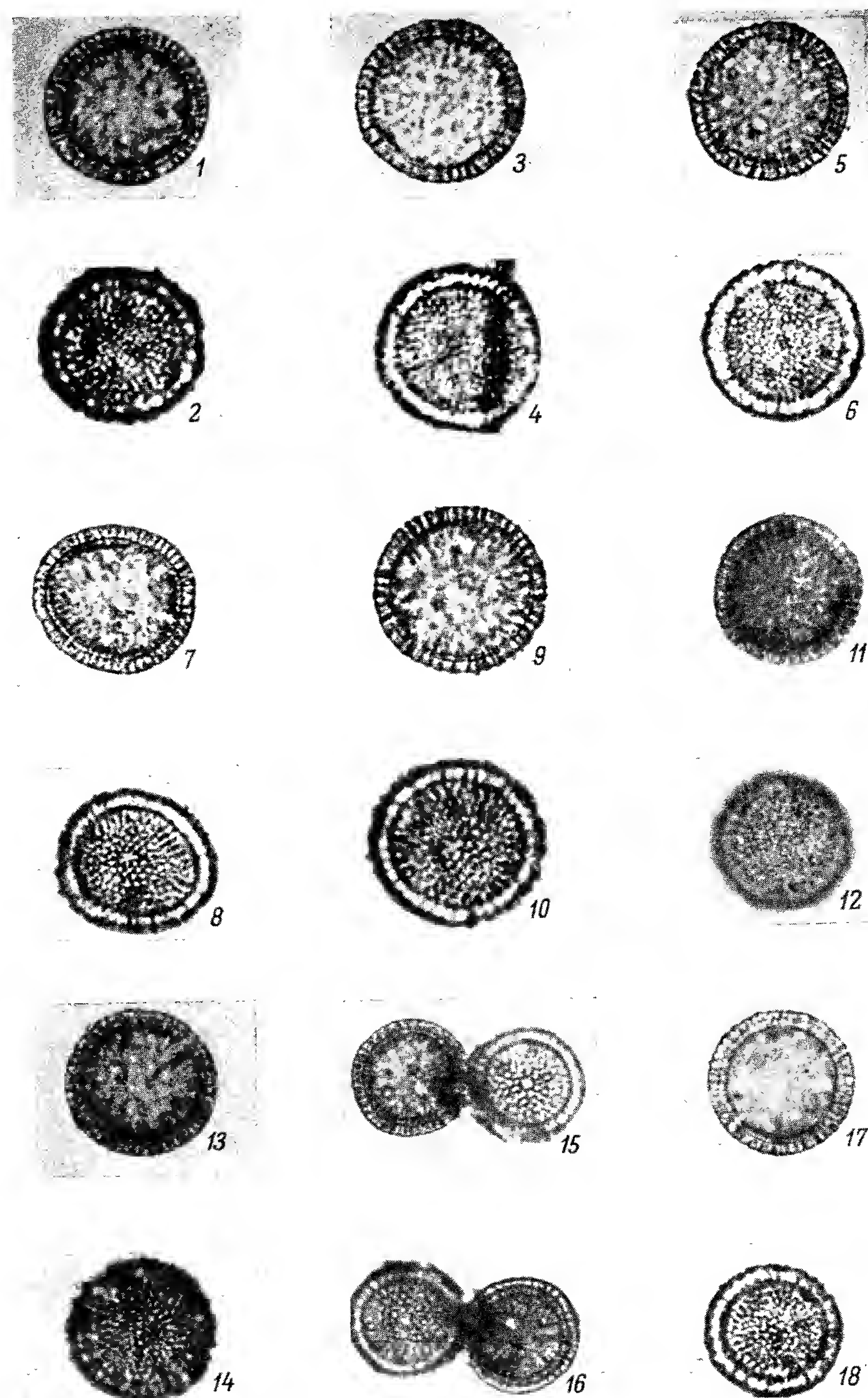


Таблица II

Пыльцевые зерна видов *Dendrostellera.*

1, 2 — *D. lessertii* (Wikstr.) Tiegh., № 210, R. F. Hohenacker; *3, 4* — *D. persica* (Boiss.) Pobed., № 321, R. F. Hohenacker, Cotypus!; *5, 6* — *D. ramosissima* Pobed., № 285, Е. Г. Черняковская; *7, 8* — *D. glaucescens* Pobed., № 873, Ф. А. Бузе; *9, 10* — *D. stachyoides* (Schrenk) Tiegb., Б. Шишкин и В. Генин (из Гербария Киевского университета); *11, 12* — *D. turcmenorum* Pobed., А. Чухно и В. Г. Иваницкая (из Гербария Киевского университета); *13, 14* — *D. olgae* Pobed., № 658, А. Г. Борисова; *15, 16* — *D. linearifolia* Pobed., № 681, М. Д. Спиридонов; *17, 18* — *D. arenaria* Pobed., № 641, Иголкин.

6. Расстояние между порами 2.8—3.6 μ, поровые лакуны 5—4-лучевые, надпокровный слой тонкий по сетке, с мелкими наплывами над 2—4 соседними пластинками и с покровом единичных непоровых лакун *Diarthron* Turcz. (табл. I, *5—8*).
\+ Расстояние между порами 4.2—7.0 μ, поровые лакуны 3—2-лучевые, надпокровный слой покрывает большинство непоровых лакун . . . . *Stelleropsis* Pobed.[1] (табл. I, *11—20*).

Литература

Архангельский Д. Б. (1966). Пыльцевые зерна семейств *Thymelaeaceae* и *Gonystylaceae*. Бот. журн., 4. — Васильченко И. Т. (1960). Всходы деревьев и кустарников. Определитель. — Гамаюнова А. П. (1963). *Thymelaeaceae*. Флора Казахстана, 6. — Головач А. Г. и С. Я. Соколов. (1958). *Thymelaeaceae*. Деревья и кустарники СССР, IV. — Гроссгейм А. А. (1932). Флора Кавказа, III. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Доброхотов В. Н. (1961). Семена сорных растений. — Колаковский А. А. (1961). Растительный мир Колхиды. — Коровин Е. П. (1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, кн. 2. — Короткова Е. Е (1959). *Thymelaeaceae*. Флора Узбекистана, IV. — Котов М. И. (1955). *Thymelaeaceae*. Флора УРСР, VII. — Крылов П. Н. (1935). Флора Западной Сибири, 8. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 9-е. — Победимова Е. Г. (1941). Новый род *Restella* Pobed. и его происхождение. Бот. журн., 1. — Победимова Е. Г. (1949). Волчниковые — *Thymelaeaceae* Adans. Флора СССР, XV. — Победимова Е. Г. (1950а). *Thymelaeaceae*. Флора Туркмении, V. — Победимова Е. Г. (1950б). Новый род *Stelleropsis* Pobed. из сем. *Thymelaeaceae*. Бот. матер. Герб. БИН'а, XII. — Победимова Е. Г. (1954). Об иранских видах рода *Dendrostellera* Van-Tiegh. Бот. матер. Герб. БИН'а, XVI. — Попов М. Г. (1959). Флора Средней Сибири, II. — Сосновский Д. И. (1910). *Thymelaeaceae*. В кн.: Н. И. Кузнецов, Н. А. Буш и А. В. Фомин. *Flora caucasica critica*, ч. 3, 9. — Станков С. С. и В. Н. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР, изд. 2-е. — Федченко Б. А. (1931). *Thymelaeaceae* — Ягодковые. Флора Юго-востока европейской части СССР, 5. — Шхиян А. С. (1962). Сем. *Thymelaeaceae* — Волчниковые. В кн.: А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа, VI. — Черняковская Е. Г. (1934). *Thymelaeaceae* — Ягодковые. Сорные растения СССР, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 XII 1965).

УДК 581.3 : 582.952.6

Э. С. Терехин

ЭМБРИОЛОГИЯ *OROBANCHACEAE*
I. *PHELYPAEA COCCINEA* (M. B.) POIR.

С 4 таблицами рисунков

E. S. TERIOKHIN. EMBRYOLOGY OF *OROBANCHACEAE*
PHELYPAEA COCCINEA (M. B.) POIR.

Виды *Phelypaea* паразитируют на корнях представителей рода *Psephellus*.

Phelypaea coccinea — многолетнее растение, надземный генеративный побег которого представлен неветвящимся, с редкими чешуями стеблем, увенчанным крупным, обоеполым цветком ярко-красного или лимонно-желтого цвета. Необычной окраской цветка и его размерами фелипея заметно отличается от других представителей семейства, обитающих на Кавказе.

Материал и методика. Материал для изучения генеративного и эмбрионального развития был собран на горных лугах (2000 м) в верховьях рек Теберды и Джемагата на территории Тебердинского высокогорного заповедника (1963—1964 гг.). Пестики и тычинки, разрезанные на несколько долей, были фиксированы в смеси Карнуа (6 : 3 : 1) и F. A. A. (90 : 10 : 1). Дегидрация и инфильтрация парафином проведены по обычной методике. Срезы толщиной 10—20 μ были окрашены генциан-виолеттом (по Ньютону) с подкраской оранжем «ж» в гвоздичном масле и реактивом Шиффа (по Фельгену) при холодной обработке в 5N HCl в течение 5 минут.

Мужской спорангий и гаметофит. Микроспорогенез не был изучен, поскольку он протекает на подпочвенной стадии развития побегов. На табл. I, *1* и *2* показано

---

[1] Вопрос о самостоятельности этого рода может быть решен лишь при более тщательном исследовании его видов и при наличии большего фактического материала.

общее строение пыльника и мужского спорангия. Четыре своеобразно изогнутых спорангия не соединяются попарно перед созреванием. Стенка спорангия со зрелой пыльцой состоит из двух слоев клеток: эпидермиса и эндотеция (табл. I, *3*). Утолщения типа фиброзных образуются вдоль клеточных оболочек как в эндотеции, так и в эпидермисе. Зрелые пыльцевые зерна одиночные, трехбороздные, двухклеточные. Плазма вегетативной клетки заполнена крахмалом. На табл. I, *4* показано проросшее пыльцевое зерно: вегетативное ядро и генеративная клетка располагаются вблизи активного полюса пыльцевой трубки. Пыльцевые трубки попадают в полость завязи и вскоре обнаруживают направленный рост к микропилярным полюсам семяпочек. Спермии

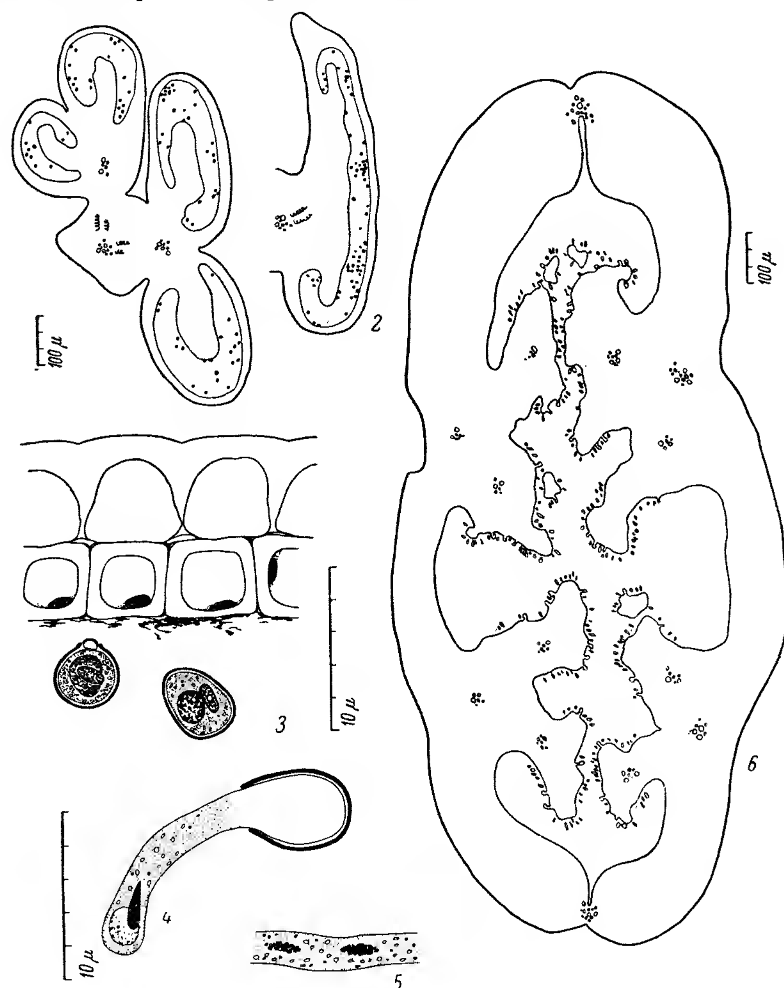


Таблица I

Строение завязи, пыльника, мужского спорангия, пыльцевого гнезда и спермиев.

1—2 — поперечный и продольный срезы через зрелый пыльник; *3* — стенка спорангия и зрелые пыльцевые зерна; *4* — прорастание пыльцевого зерна; *5* — спермии вскоре после деления; *6* — поперечный срез через завязь.

уже в пыльцевой трубке приобретают характерную гранулированную хроматизацию (табл. 1, *5*).

Плацентация. Семяпочки. Завязь однокамерная с четырьмя плацентами, каждая из которых разделена на две отчетливые доли (табл. I, *6*). По общей структуре завязь *Ph. coccinea* ближе к таковой у *Cistanche tubulosa* Wight (Tiagi, 1952), нежели к завязи у представителей рода *Orobanche*. Семяпочки многочисленные, однопокровные, тенуинуцеллятные, анатропные (табл. I, *6*; табл. II, *3—5*, *8* и *12*).

На продольном срезе через долю плаценты, протодерм и субэпидермальный слой четко выделяются из основной ткани плаценты более густой плазмой, размерами и формой клеток (табл. II, *1*). Семяпочка возникает на плаценте в виде немногоклеточного овального бугорка (табл. II, *2*). В это время в пыльниках заканчивается формирование пыльцевых зерен.

В результате различий в темпе клеточных делений в разных районах бугорка верхушка зачаточного бугорка семяпочки начинает изгибаться. В это время (или

несколько ранее) у одной из субэпидермальных клеток нуцеллуса вблизи вершины молодой семяпочки происходит отклонение от общего ритма делений (Яковлев, 1951), она увеличивается в размерах и явственно отличается от окружающих клеток более

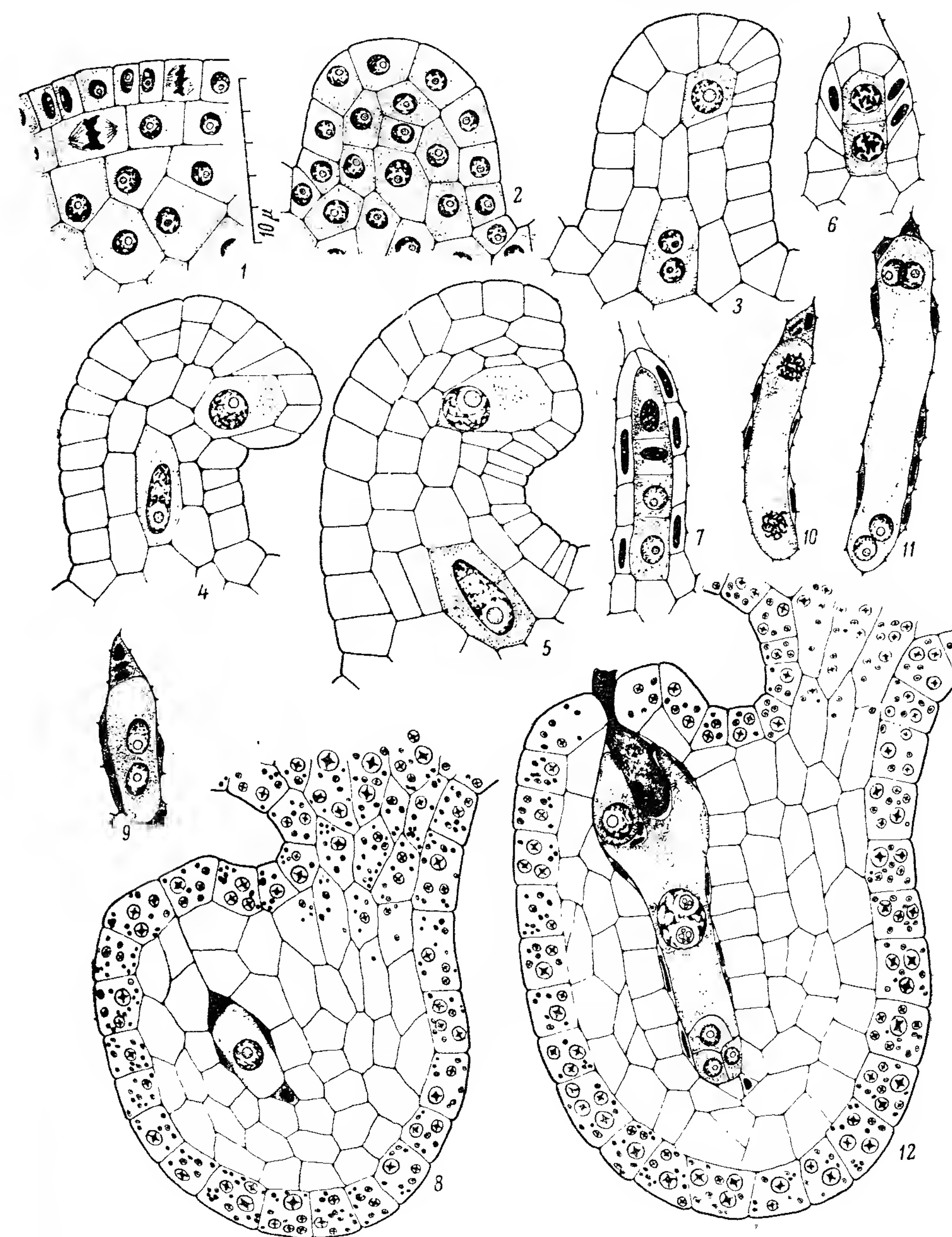


Таблица II

Семяпочка, мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка.

1 — фрагмент периферической области плаценты; *2* — строение примордия семяпочки; *3—5* — развитие мегаспороцита и образование интегумента: в основании нуцеллуса семяпочки выделена «тапетальная» клетка; *6*, *7* — диада и тетрада мегаспор; *8—11* — развитие зародышевого мешка; *12* — строение зародышевого мешка и семяпочки перед оплодотворением.

густой цитоплазмой и крупным ядром (табл. II, *3*). Эта клетка становится впоследствии материнской клеткой мегаспор.

Вскоре после начала поворота молодой семяпочки над ее сместившейся вершиной можно наблюдать в протодерме периклинальные деления, дающие начало интегументу (табл. II, *4* и *5*).

В основании молодой семяпочки во время возникновения археспориальной клетки происходит значительное разрастание отдельных клеток нуцеллуса. Плазма этих клеток густеет, ядра резко увеличиваются в размерах и приобретают характерную

вытянутую форму (табл. II, *4* и *5*). Нередко эти клетки становятся двуядерными (табл. II, *3*). Описанный выше комплекс признаков, характеризующих эти клетки, дает основание предполагать их гаусториальную функцию. Существование этих клеток эфемерно. Они, по-видимому, абсорбируются окружающими клетками нуцеллуса уже во время формирования зародышевого мешка.

Ко времени созревания зародышевого мешка интегумент состоит из 4—5 слоев клеток. Интегументальный тапетум выражен не резко (табл. II, *12*).

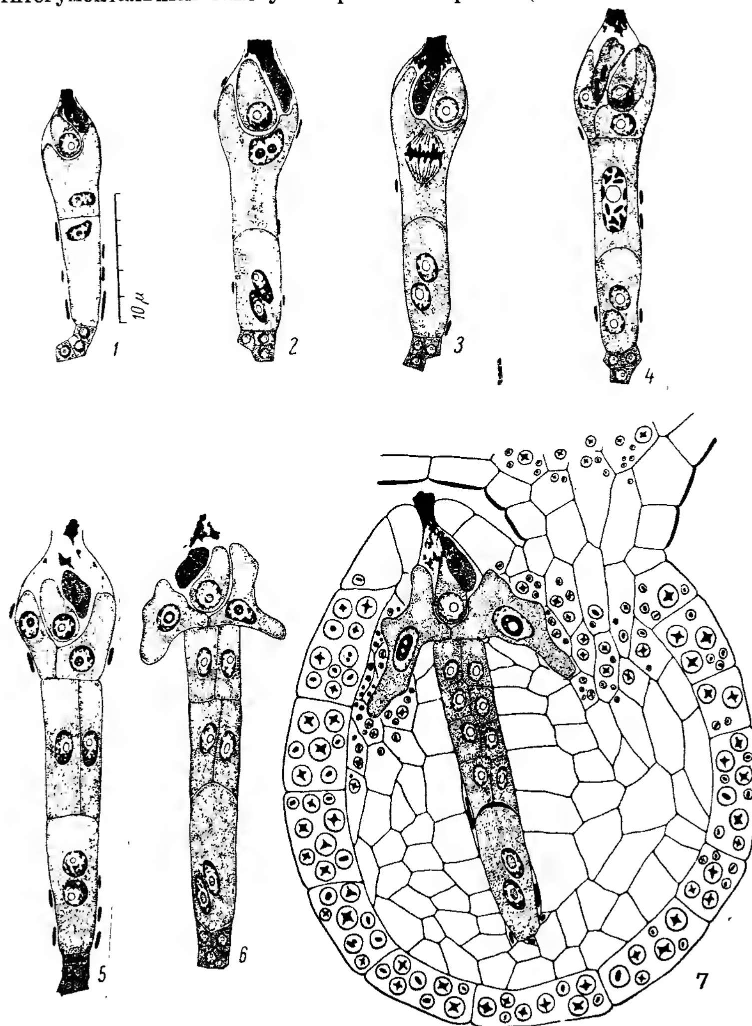


Таблица III

Развитие эндосперма.

Дегенерация нуцеллуса начинается с первыми этапами редукционного деления и заканчивается часто лишь к моменту созревания зародышевого мешка и формирования интегументального тапетума (табл. II, *6—12*).

На стадии одноядерного зародышевого мешка в клетках эпидермиса и семяножки можно наблюдать интенсивное накопление крахмала, который полностью исчезает лишь ко времени созревания семени (табл. II, *8*, *12*; табл. III, *7*). Однако абсорбция крахмала в микропилярном районе семяпочки происходит главным образом во время проникновения в семяпочку пыльцевой трубки и в период оплодотворения (табл. II, *12*; табл. III, *7*).

Мегаспорогенез. Развитие зародышевого мешка. Гиподермальная археспориальная клетка значительно увеличивается в размерах и функционирует в качестве мегаспороцита без отделения париетальной клетки (табл. II, *3—5*). В результате первого редукционного деления образуются две клетки диады (табл. II, *6*), которые продуцируют линейную тетраду мегаспор (табл. II, *7*). Зародышевый мешок развивается по типу *Polygonum* из халазальной мегаспоры (табл. II, *8—12*). Зрелый зародышевый мешок имеет весьма своеобразную форму с расширенной микропилярной областью, которая была отмечена нами и у грушанок (Терехин, 1963). Полярные ядра сливаются до оплодотворения (табл. II, *12*). В щели между яйцеклеткой и центральной клеткой

зародышевого мешка видны спермии с гранулированными хроматиновыми структурами, но без видимых оболочек и плазменного покрытия. Три антиподы сохраняются долго и прослеживаются вплоть до 4—5-го делений в эндосперме (табл. III, *1—6*).

Эндосперм. Эндосперм клеточного типа. 1-е и 2-е деления в эндосперме поперечные (табл. III, *1*, *3*). После 1-го деления в центре зародышевого мешка оба вновь образовавшихся ядра эндосперма расходятся к полюсам зародышевого мешка (табл. III, *2*).

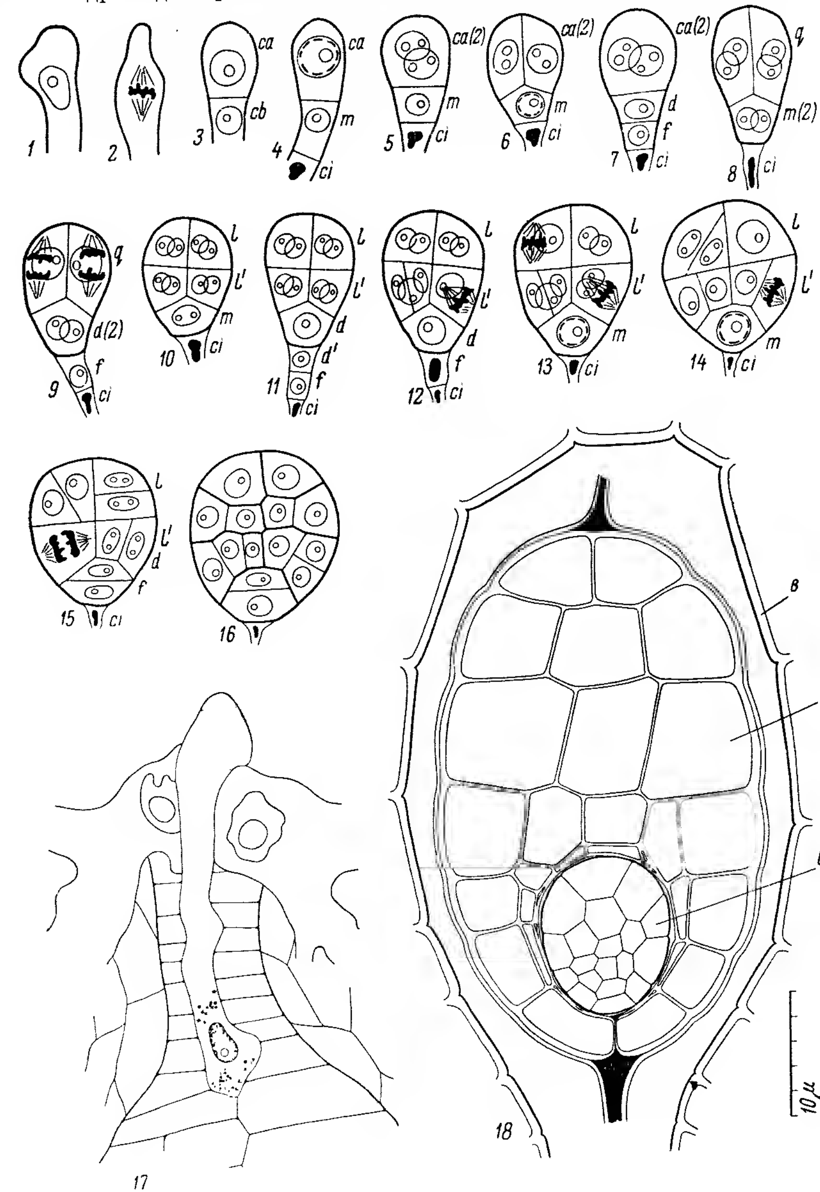


Таблица IV

Эмбриогенез и строение зрелого семени.

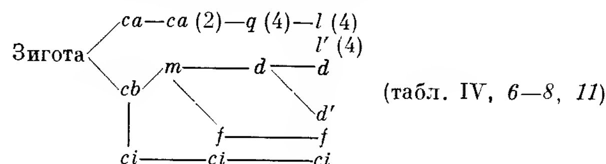
1—16 — эмбриогенез; *17—18* — медианные продольные срезы через зародыш (подробнее в тексте); *17* — врастание зиготы в эндосперм; *18* — строение зрелого семени (*а* — эндосперм, *б* — зародыш, *в* — семенная оболочка).

Ядро в халазальной камере вскоре снова делится, однако заложения клеточной перегородки при этом не происходит и халазальная камера функционирует в дальнейшем как гаусторий (табл. III, *2—7*). Редко одно из сестринских ядер халазальной камеры делится еще раз и, таким образом, гаусториальный ценоцит становится трехядерным. Ядро в микропилярной камере подходит к яйцеклетке и делится; в результате от микропилярной камеры отделяется гаусториальная клетка, которая почти немедленно делится еще раз продольно с образованием двух агрессивных одноядерных гаусториев (табл. III, *3—7*). Центральная камера эндосперма делится теперь продольно, под углом 90°, к оболочке, разделяющей клетки микропилярных гаусториев (табл. III, *4*, *5*).

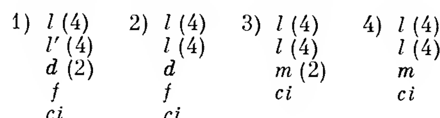
Дочерние клетки через ряд поперечных делений дают начало собственно телу эндосперма (табл. III, *6*, *7*). Вокруг разросшихся микропилярных гаусториев были отмечены скопления крахмала, ранее в этой зоне семяпочки не наблюдавшиеся (табл. III, *7*).

Зародыш. Зигота долго находится в покое и начинает свой рост лишь после того, как тело эндосперма приобретает характерную веретенообразную форму (табл. IV, *17*).

Зигота врастает в эндосперм, раздвигая клеточные оболочки, и прекращает свой рост, пройдя примерно треть расстояния вдоль продольной оси тела эндосперма. Ядро зиготы постоянно расположено в ее растущем конце и окружено густой плазмой, в которой просматриваются мелкие гранулы крахмала (табл. IV, *17*). Первое деление зиготы поперечное (табл. IV, *2*), тетрада бластомеров Т-образного типа (табл. IV, *5—7*). Квадранты и октанты формируются обычным образом (табл. IV, *8—11*). В целом начальные этапы эмбриогенеза могут быть выражены следующей формулой:



Возможные вариации в четвертой генерации клеток:



На основной схеме представлен вариант максимального развития базальной клетки, однако наиболее часто встречается четвертая вариация. Но и в этом случае *m* также делится в конце концов поперечно, но уже в следующих генерациях после отмирания суспензора и незадолго до созревания семени (табл. IV, *13—16*). Деления квадрантов проходят не всегда синхронно (табл. IV, *9*). Протодерм отделяется прежде всего клетками этажа *l′*. В этаже *l* наряду с периклинальными асинхронными делениями происходят и антиклинальные деления (табл. IV, *14*, *15*). Суспензор варьирует от одной до трех клеток (табл. IV, *11—14*). Элементы *d* и *d′*, дериваты *cв*, как правило, входят в состав тела зародыша. Развитие зародыша заканчивается на стадии позднего проэмбрио сразу после дифференциации протодерма. Окончательная форма и структура зародыша устанавливаются не только в результате ориентированных клеточных делений, но и посредством характерного разрастания клеток, приводящего к установлению конечной формы зародыша (овал). В результате этого ясное прежде деление проэмбрио на этажи перестает играть доминирующую роль в структуре зрелого зародыша (табл. IV, *16* и *18*).

Семя. Семена фелипеи очень мелкие, грушевидной формы. Оболочка зрелого семени образована сильно кутинизированной внутренней оболочкой клеток наружного (эпидермального) слоя интегумента. Эндосперм состоит из небольшого числа толстостенных, относительно крупных клеток, заполненных крахмалом. В микропилярной части эндосперма расположен овальный зародыш, дифференцированный на протодерм и основную меристему, более мелкоклеточную у базального полюса (табл. IV, *18*).

Обсуждение результатов. Развитие структур семяпочки, археспория, мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка происходят обычным для семейства *Orobanchaceae* образом. Глижич (Glišić, 1929) и Тяги (Tiagi, 1951, 1952) считают, что второе деление в эндосперме представителей этого семейства всегда продольное. Кассера (Cassera, 1935) и Шривастава (Srivastava, 1939) нашли, что наряду с обычными продольными делениями в эндосперме некоторых видов *Orobanche* в виде исключения оболочки клеток в результате второго деления эндосперма располагаются поперечно. Нами наблюдались у *Ph. coccinea* во всех исследованных случаях только поперечные деления микропилярной камеры с предшествующим такому делению перемещением ядра в область вблизи яйцеклетки. Таким образом, следует признать, что для представителей *Orobanchaceae* характерны два типа развития эндосперма, а не один, как считалось до сих пор. Развитие зародыша *Ph. coccinea* соответствует в основных своих чертах эмбриогенезу представителей родов *Orobanche* и *Cistanche*: Т-образная тетрада, нормальное образование квадрантов и октантов, варьирующее число клеток суспензора (1—3), участие в построении тела зародыша верхней клетки суспензора, деривата *cв*. Необходимо, однако, отметить, что вопрос о соответствии эмбриогенезов *Orobanchaceae* и *Scrophulariaceae* нельзя считать решенным, поскольку способ образования гипофизарной клетки у представителей *Orobanchaceae* резко отклоняется от такового у представителей *Scrophulariaceae* (Никитичева, 1966).

Исследование выполнено в Лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. За внимание к настоящей работе приношу сердечную благодарность проф. М. С. Яковлеву. Мне хотелось бы также отметить благодарностью

помощь, оказанную мне при выполнении работы сотрудником Лаборатории З. И. Никитичевой, а также сотрудниками и администрацией Тебердинского высокогорного заповедника.

Литература

Никитичева З. И. (1966). Эмбриология *Lathraea squamaria* L. (*Scrophulariaceae*). Бот. журн., 11. — Терехин Э. С. (1963). Развитие семяпочки и женского гаметофита у *Pyroleae* и *Monotropeae*. Бот. журн., 3. — Яковлев М. С. (1951). О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. БИН'а, сер. 7, 2. — Cassera J. D. (1935). Origin and development of the female gametophyte, endosperm and embryo in *Orobanche uniflora*. Bull. Torrey Bot. Club, 62. — Glišić L. M. (1929). Ueber die Endosperm- und Haustorienbildung bei *Orobanche hederae* Duby. und *Orobanche gracilis* S. Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrade, 1.— Srivastava G. D. (1939). Contribution to the morphology of *Orobanche aegyptiaca*. Proc. Nat. Acad. Sci. India, 9. — Tiagi B. (1951). Studies in the family *Orobanchaceae*, III. A contribution to the embryology of *O. cernua* Loeffl. and *O. aegyptiaca* Pers. Phytomorphology, 1, 3—4. — Tiagi B. (1952). Studies in the family *Orobanchaceae*. I. A contribution to the embryology of *Cistanche tubulosa* Wight. Lloydia, 15, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

УДК 581.3 : 582.951

З. И. Никитичева

К ЭМБРИОЛОГИИ *LATHRAEA SQUAMARIA* L. (*SCROPHULARIACEAE*). I

С 5 таблицами рисунков

Z. I. NIKITICHEVA. A CONTRIBUTION TO THE EMBRYOLOGY OF *LATHRAEA SQUAMARIA* L. (*SCROPHULARIACEAE*)

Сем. Норичниковых (*Scrophulariaceae*) издавна привлекало внимание исследователей, однако до сих пор некоторые роды, включаемые в него, имеют еще спорное систематическое положение. Это семейство объединяет различные по способу питания группы растений — от целиком автотрофных до полностью паразитных. Известно, что способ питания, и в частности паразитное питание, накладывает свой отпечаток как на внешний облик растений, так и на структуру его органов, в том числе и на строение воспроизводящей системы (Heinricher, 1917; Goebel, 1932).

Среди сем. Норичниковых одним из наиболее интересных является род *Lathraea* L., подобно нескольким другим бесхлорофильным родам семейства, полностью перешедший к паразитному образу жизни.

В СССР встречается один вид — *Lathraea squamaria* L. — Петров крест чешуйчатый. Это — бесхлорофильное растение с многолетним корневищем, несущим чешуевидные листья. С помощью присосок, возникающих на корневище, происходит прикрепление паразита к корням растений-хозяев, основным из которых является лещина *Corylus avellana*. Над землей появляется только соцветие с цветками, прикрытыми фиолетовыми кроющими чешуями.

По образу жизни и внешнему облику растений, а также по строению одногнездной завязи род *Lathraea* стоит ближе к сем. Заразиховых (*Orobanchaceae*), к которому и относят его в своих системах Энглер (Engler u. Prantl, 1895), А. А. Гроссгейм (1949), С. С. Станков и В. И. Талиев (1957), Хатчинсон (Hutchinson, 1959), Эмберже (Emberger, 1960). Но на основании особенностей строения цветка Веттштейн (Wettstein, 1924), Новопокровский (Флора СССР, 1955), Комарницкий и др. (1962) и Энглер (Engler, 1964) включают род *Lathraea* в сем. *Scrophulariaceae*.

Интересный вывод делает Боушор (Boeshore, 1920) на основе изучения морфологических и анатомических признаков представителей обоих семейств. Он считает, что род *Lathraea* является промежуточным в непрерывной серии переходов от гетеротрофных Норичниковых к деградированным паразитным родам сем. Заразиховых. Б. М. Козо-Полянский (1965) объединяет оба эти семейства в составе сем. Норичниковых.

Авторы, исследовавшие эмбриологию этого растения, также приходят к различным выводам относительно его систематического положения. Глижич (Glišić, 1929) отмечает, что сходство в формировании эндосперма у *Lathraea squamaria* и некоторых видов *Orobanche* (из сем. *Orobanchaceae*) так велико, что не было бы ошибкой объединить их в одно семейство. Однако Н. Г. Афанасьева (1960), основываясь на изучении микроспорогенеза и учете других эмбриологических признаков *L. squamaria*, делает вывод, что причисление рода *Lathraea* к сем. Норичниковых, по-видимому, отвечает их истинным генетическим связям.

Поскольку относительно эмбриологического развития *L. squamaria* в литературе имеются только отрывочные сведения, представляется интересным более подробно проследить ход его у этого растения.

Материал и методика

Исследование проводилось на материале, любезно предоставленном нам Э. С. Терехиным и собранном им в 1963 г. в Теберде (Ставропольский край). Кроме того, использовался материал, собранный нами в Ленинградской области. Материал фиксировался смесью Карнуа (в пропорции 6 : 4 : 1) и смесью FAA (90 ч. 70%-го спирта : 10 ч. формалина : 7 ч. ледяной уксусной кислоты). Для обработки материала применялась общепринятая цитологическая методика. Толщина срезов варьировалась в зависимости от стадии развития от 8 до 15 μ.

Срезы молодых бутонов окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну с подкраской эритрозином и реактивом Шиффа (реакция Фельгена) с подкраской лихтгрюном. Для более поздних стадий использовалась окраска генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем.

Плацентация. Семяпочка

Цветок *Lathraea squamaria* имеет одногнездную завязь с двумя париетальными двухлопастными плацентами (табл. I). Каждая лопасть образует гребневидные выросты, на которых располагаются семяпочки. Сложный вентральный проводящий пучок в плаценте разделяется на два, каждый из которых дает сосудистые следы семяпочек. Прокамбиальный тяж семяпочки проходит по семяножке до халазы (табл. IV). Семяпочки *L. squamaria* тенуинуцеллятные с одним интегументом. К моменту созревания зародышевого мешка семяпочки по морфологическому типу становятся гемитропными; по положению в завязи они в большинстве своем эпитропные.

Таблица I

Строение завязи *Lathraea squamaria* L.

Заложение бугорков семяпочек происходит в то время, когда в пыльниках уже наблюдается формирование микроспороцитов и тетрад микроспор.

Археспориальная клетка дифференцируется в субэпидермальном слое бугорка семяпочки (табл. II, *1*). Благодаря тому, что деления внутренних слоев клеток происходят в одном направлении, наблюдается расположение клеток нуцеллуса под археспорием в виде четкого ряда. Заложение единственного интегумента происходит одновременно с развитием археспория (табл. II, *2*, *3*). Ко времени образования четырехядерного зародышевого мешка интегумент смыкается, образуя микропиле (табл. II, *5—8*). С возникновением четырехядерного зародышевого мешка дифференцируется интегументальный тапетум, а эпидермис нуцеллуса начинает дегенерировать в первую очередь вокруг микропилярной зоны зародышевого мешка (табл. II, *8*, *9*). Вокруг халазальной части зародышевого мешка однослойный нуцеллус дегенерирует позднее, ко времени оплодотворения (табл. II, *10*; табл. III, *1*). Еще дольше сохраняются нуцеллярные клетки, расположенные под антиподальным аппаратом. О них следует сказать более подробно. Вскоре после дифференциации археспория клетки нуцеллуса, расположенные под ним, начинают выделяться из общей массы клеток увеличенными размерами.

Нами было обнаружено, что некоторые из них становятся двуядерными (табл. II, *2*). Двуядерные нуцеллярные клетки были отмечены в халазальном районе на всех стадиях развития зародышевого мешка, начиная с археспория вплоть до первых делений в эндосперме (табл. II, *2*, *3*, *10—12*; табл. III, *3*). Количество двуядерных клеток в процессе развития семяпочки возрастает от одной до 6—8 клеток, наблюдаемых на стадии зрелого зародышевого мешка. Они находятся под антиподами, с одной стороны непосредственно примыкая к ним, а с другой — к прокамбиальному тяжу семяпочки (табл. IV). Двуядерные клетки имеют вытянутую неправильную форму, густую цитоплазму с одной крупной вакуолью в центре, на границе с которой лежат оба ядра. Среди этих клеток встречаются клетки с одним крупным ядром и очень густой цитоплазмой (табл. II, *11*, *12*). Вероятно, впоследствии они становятся двуядерными, но процесс образования двух ядер мы не наблюдали.

Остальные клетки нуцеллуса (кроме указанных специфических клеток) имеют сильно вакуолизированную цитоплазму со множеством мелких вакуолей.

Макроспорогенез. Развитие зародышевого мешка

Отдельные сведения по макроспорогенезу и развитию зародышевого мешка у *Lathraea squamaria* имеются в работах Бернарда (Bernard, 1903), Шмида (Schmid, 1906), Глижич (Glišić, 1932) и Афанасьевой (1960). В результате исследований этих авторов

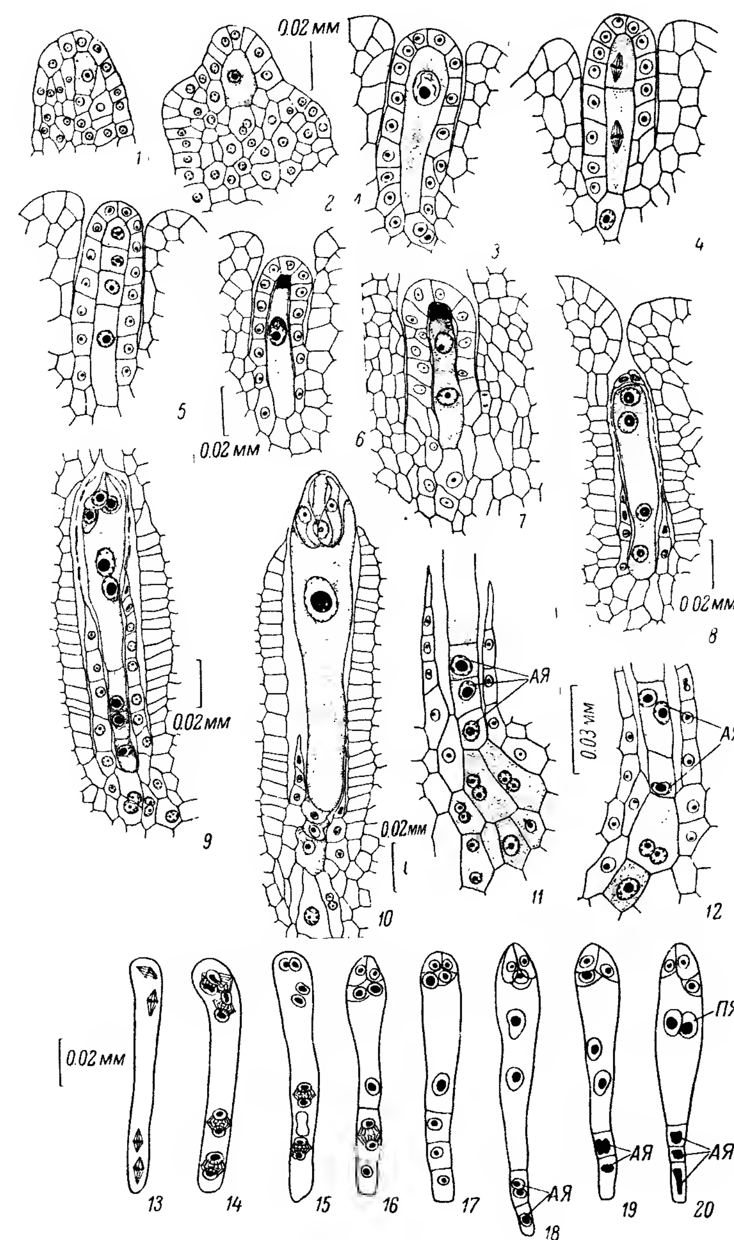


Таблица II

Макроспорогенез и развитие женского гаметофита у *Lathraea squamaria* L.

1—2 — дифференциация археспориальной клетки и заложение интегумента; *3* — макроспороцит; *4* — деление клеток диады; *5* — тетрада макроспор; *6—9* — развитие зародышевого мешка; *10* — зрелый зародышевый мешок; *11*, *12* — двуядерные нуцеллярные клетки, примыкающие к зародышевому мешку; *13—18* — схемы зародышевых мешков, показывающие процесс клеткообразования; *19*, *20* — зародышевые мешки с дегенерирующими ядрами антипод. *ПЯ* — полярное ядро; *АЯ* — антиподальное ядро.

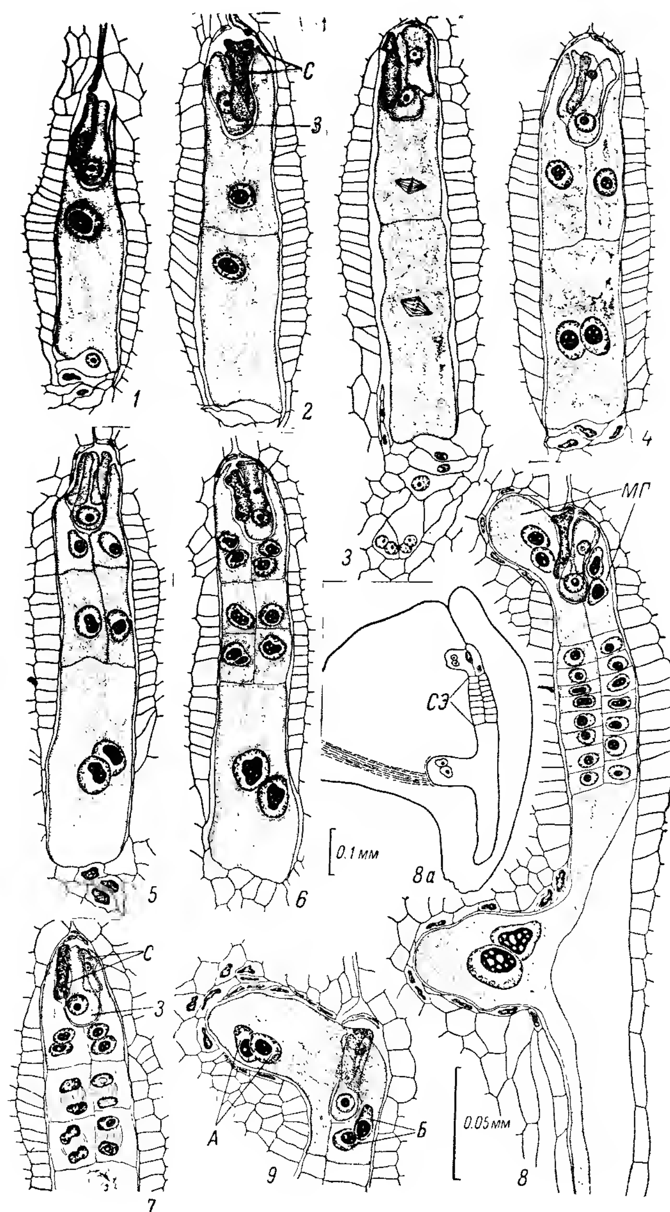


Таблица III

Формирование эндосперма и эндоспермальных гаусториев у *Lathraea squamaria* L.

1 — двойное оплодотворение; *2—7* — последовательный ход первых делений в эндосперме; *8—15* — развитие халазального и микропилярного гаусториев; *8а*, *11а*, *15а* — схемы продольных срезов семяпочек. *МГ* — микропилярный гаусторий; *А* — ядра развивающейся микропилярной клетки; *Б* — ядра соседней микропилярной клетки; *ХГ* — халазальный гаусторий; *СЭ* — собственно эндосперм; *З* — зигота; *С* — синергида.

установлено, что зародышевый мешок у этого вида моноспорический 8-ядерный. По данным Глижича (1932), он развивается из халазальной макроспоры, а по наблюдениям Афанасьевой (1960), — из микропилярной. Мы наблюдали развитие халазальной макроспоры и дегенерацию трех над ней расположенных макроспор, что соответствует данным Глижича.

Наблюдавшиеся нами последовательные этапы макроспорогенеза и развития женского гаметофита представлены в табл. II. Остановимся только на некоторых из них.

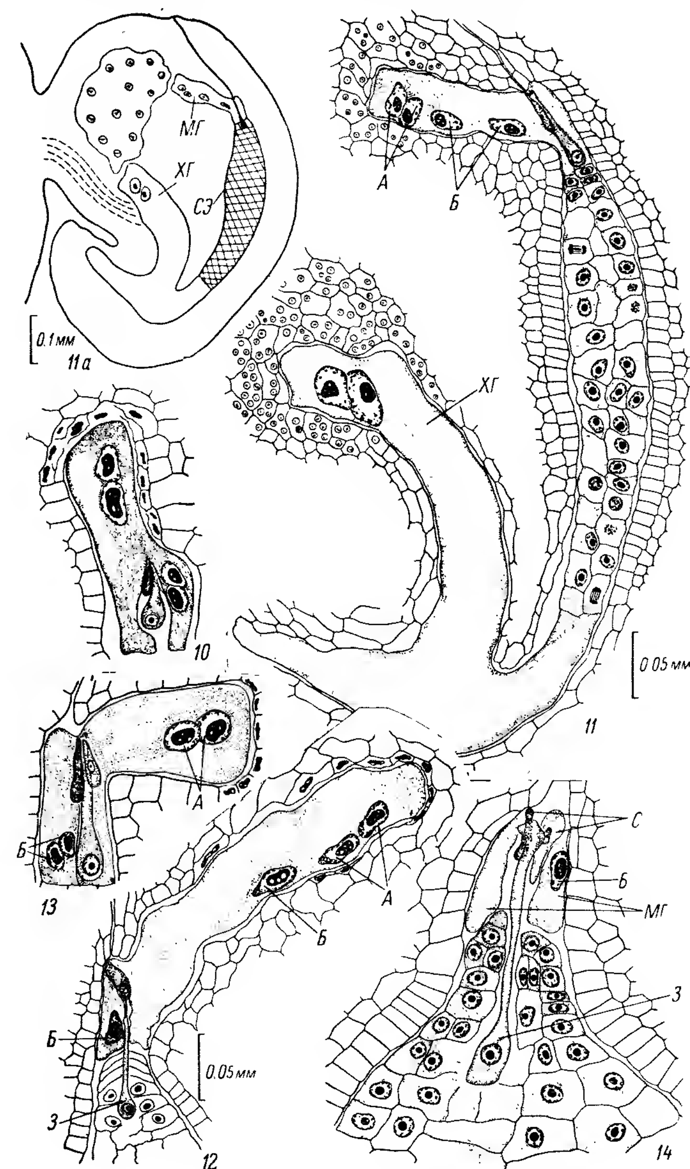


Таблица III (*продолжение*)

Зародышевый мешок на стадии четырехъядерного ценоцита представляет собой длинную клетку с несколько расширенной микропилярной и очень узкой халазальной частью (табл. II, *8*, *13*). Такая форма определяет линейное расположение сначала двух, а затем и четырех халазальных ядер и, возможно, влияет на особенности клеткообразования в этом районе зародышевого мешка (табл. II, *14—16*).

При формировании яйцевого и антиподального аппаратов зародышевого мешка в микропилярной части наблюдались веретена и образование клеточных пластинок между четырьмя ядрами, сестринскими и несестринскими. В халазальной же части зародышевого мешка веретена и клеточные пластинки наблюдались только между сестринскими ядрами (табл. II, *14*, *15*). При этом между двумя средними по положению несестринскими ядрами иногда наблюдалась крупная вакуоль (табл. II, *15*).

Можно предположить, что оболочка между несестринскими антиподальными ядрами или совсем не образуется, и тогда верхняя антипода будет двуядерной, или образуется позднее. Действительно, в некоторых зародышевых мешках мы наблюдали веретено, по всей вероятности, вторичное, между средними по положению несестринскими ядрами, уже после того, как закончилась дифференциация в микропилярной области зародышевого мешка (табл. II, *16*). Наличие зародышевых мешков с тремя клетками антипод говорит о том, что этот процесс завершился образованием перегородки (табл. II, *9—11*, *17*). Наряду с этим были отмечены зародышевые мешки с двумя антиподами, верхняя из которых двуядерная (табл. II, *12*, *18*).

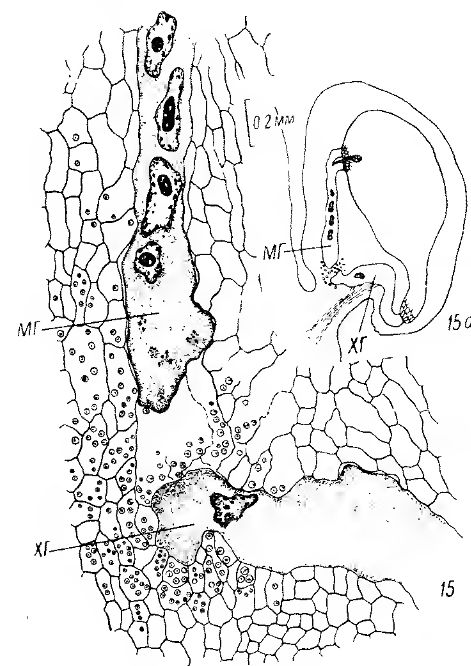


Таблица III (*продолжение*)

Выпадение образования перегородки между несестринскими халазальными ядрами в некоторой части зародышевых мешков можно рассматривать как проявление депрессии в халазальной зоне зародышевого мешка.

Другой формой выражения депрессии является ранняя дегенерация антипод. В литературе имеются указания о ранней дегенерации антипод у *Lathraea squamaria* L. (Bernard, 1903; Glišić, 1932). Этот факт подтверждается и на нашем материале: обычно к моменту оплодотворения ядра антипод имеют пикнотический вид, а антиподальные клетки принимают неопределенную сплющенную форму (табл. III, *1*).

Кроме того, еще перед слиянием полярных ядер в значительной части зародышевых мешков мы наблюдали различную степень дегенерации ядер антипод. Это выражается в неправильной форме ядер, в уменьшении хроматиновой зоны и увеличении ядрышка, в общем уменьшении размеров ядер. В двуядерной антиподальной клетке в большинстве случаев мелкие сплюснутые ядра соприкасаются или сливаются в одно ядро неправильной формы (табл. II, *19*). Наблюдаются также ядра в пикнотическом состоянии (табл. II, *19*, *20*). Эти вариации можно наблюдать в семяпочках одной завязи.

Во всех случаях мы наблюдали только линейное расположение антиподальных клеток, что соответствует данным Бернарда и Глижича и противоречит наблюдениям Афанасьевой (1960), которая указывает, что антиподы расположены подобно клеткам яйцевого аппарата. В готовом к оплодотворению зародышевом мешке полярные ядра сливаются (табл. II, *10*).

Относительно процесса оплодотворения можно сказать следующее: пыльцевая трубка входит в одну из синергид и изливает в нее свое содержимое; мы наблюдали один из моментов двойного оплодотворения — контакт спермиев с женскими ядрами (табл. III, *1*). В это время в разрушенной синергиде можно видеть остатки двух ядер — сифоногенного ядра пыльцевой трубки и ядра синергиды. Обе синергиды сохраняются довольно долго, до образования многоклеточного эндосперма (табл. III, *7*, *8*). Этот факт впервые был отмечен Глижич (1932).

Эндосперм

Первые этапы развития эндосперма у *Lathraea squamaria* изучали Гофмейстер (Hofmeister, 1859), Бернард (1903), Шмид (1906) и Глижич (1932). Последовательность делений в эндосперме, описанная Глижич, подтверждается и нашими данными. Деление первичного ядра эндосперма значительно опережает деление зиготы. Оно сопровождается заложением поперечной перегородки, разделяющей микропилярную и халазальную клетки (табл. III, *2*). Второе деление ядер обеих клеток происходит в продольном направлении (табл. III, *3*). В халазальной клетке митоз не сопровождается заложением перегородки, а образовавшаяся двуядерная клетка, разрастаясь, выполняет функции халазального гаустория. По поводу деления в микропилярной клетке существуют различные мнения. Ряд авторов (Bernard, 1903; Schmid, 1906) считают, что образуется неполная продольная перегородка. Согласно данным Глижич (1932), микропилярная клетка делится полной продольной перегородкой. Мы также наблюдали заложение полной продольной перегородки, делящей микропилярную клетку на две. Затем обе микропилярные клетки делятся поперечными перегородками, которые отделяют к центру инициальные клетки собственно эндосперма, а в сторону микропиле — клетки будущего микропилярного гаустория (табл. III, *5*). При четвертом делении образуются первые поперечные перегородки в клетках собственно эндосперма. Одновременно с этим или несколько раньше делятся ядра в обеих микропилярных гаусториальных клетках без образования перегородок (табл. III, *6*). Клетки собственно эндосперма, расположенные двумя рядами, продолжают некоторое время делиться только поперечными перегородками до образования 15—20 пар клеток. Затем в средней части эндосперма начинается деление клеток в разных направлениях (табл. III, *11*). Позднее все клетки эндосперма (кроме прилегающих к обоим гаусториям) делятся подобным образом, в результате чего эндосперм принимает веретенообразную, а впоследствии округлую форму (табл. III, *15а*). На полюсах собственно эндосперма находятся группы более мелких клеток с густой плазмой (табл. III, *14*).

Большой интерес представляет характер развития гаусториев и определенная синхронность в их поведении. Как уже указывалось, отделение клетки халазального гаустория происходит при первом делении эндосперма, а две клетки микропилярного гаустория отделяются в результате третьего деления. Вскоре гаусториальные клетки начинают разрастаться вдоль продольной оси зародышевого мешка. Особенно разрастается клетка халазального гаустория, при этом она сильно вакуолизируется (табл. III, *5*).

На стадии образования восьми пар клеток собственно эндосперма меняется направление роста микропилярного и халазального гаусториев. Происходит это следующим образом. В средней части халазального гаустория образуется вырост, заполненный плазмой, в который передвигаются оба ядра гаустория. Одновременно верхний конец одной из клеток микропилярного гаустория разрастается, а затем вытягивается под углом к продольной оси зародышевого мешка (табл. III, *8*). Ядра этой клетки передвигаются в область выроста, заполненного густой плазмой, а нижний конец клетки вакуолизируется. Обычно в соседней микропилярной клетке также наблюдается передвижение ядер в верхний район клетки (табл. III, *8*, *10*). В дальнейшем происходит растворение части оболочки, разделяющей соседние микропилярные клетки (табл. III, *9*, *10*) и обе клетки соединяются тяжом плазмы, перетекающей в разросшийся гаусторий. Этот тяж отчетливо виден на продольных срезах. В результате перетекания цитоплазмы и передвижения ядер из одной клетки микропилярного гаустория в другую образуется четырехъядерная клетка (табл. III, *11*). Этот процесс завершается еще до начала роста зиготы, когда тело эндосперма содержит 15 пар клеток.

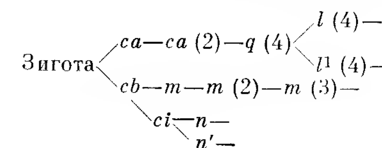
На более поздних стадиях развития семени иногда наблюдаются двуядерные или трехъядерные микропилярные гаустории (табл. III, *12*, *13*). Эти случаи свидетельствуют о том, что переход ядер из одной клетки микропилярного гаустория в другую происходит не всегда. Ядра, которые не переходят в разрастающуюся гаусториальную клетку, вскоре дегенерируют (еще до первого деления зиготы).

В ходе дальнейшего развития семени наблюдается интенсивный рост микропилярного и халазального гаусториев. Незадолго до первого деления зиготы оба гаустория достигают халазы — области, наиболее богатой крахмалом (табл. III, *11а*). Постепенно их концы сближаются, и на стадии многоклеточного (до 30 клеток) зародыша между краями гаусториев почти не остается клеток тканей семяпочки (табл. III, *15*). К этому времени гаусториальные ядра начинают дегенерировать, причем в халазальном гаустории раньше, чем в микропилярном.

Развитие зародыша

От момента оплодотворения до первого деления зиготы проходит длительный период, в течение которого эндосперм становится многоклеточной структурой, а эндоспермальные гаустории достигают халазы. За это время зигота сильно удлиняется и внедряется в ткань эндосперма. Трубкообразный базальный конец зиготы сильно вакуолизирован, а ядро зиготы и основная масса цитоплазмы сосредоточены на ее расширенном апикальном конце. Эта часть зиготы с трудом обнаруживается среди окружающих ее клеток эндосперма (табл. III, *14*).

Насколько нам известно из литературы, развитие зародыша у *Lathraea squamaria* не было изучено. Вывод Афанасьевой (1960) о том, что «зародыш *Lathraea* развивается по типу *Cruciferae*» не имел под собой, как нам кажется, достаточных оснований. Полученные нами данные по этому вопросу представлены на табл. V. В результате первого (поперечного) деления образуются округлая апикальная (*ca*) и длинная базальная (*cв*) клетки (табл. V, *2*). Начальные этапы эмбриогенеза могут быть представлены следующей схемой:



После второго деления возникает Т-образная тетрада (табл. V, *5*). Клетка *m*, средняя клетка тетрады, является инициальной гипофизарной клеткой. На стадии образования квадрантов или октантов она делится косой перегородкой (табл. V, *6*, *7*), затем одна из ее дочерних клеток снова делится, причем перегородка в последней также закладывается косо (табл. V, *8*). Из образовавшихся трех клеток этажа *m* — средняя треугольная в поперечном сечении клетка образует инициалы коры корня (*iec*), а две другие — инициалы корневого чехлика (*ico*).

Одновременно с делением гипофизарной клетки происходят периклинальные деления в этажах l и l^1, приводящие к отделению дерматогена (табл. V, *8*, *de*).

Клетки подвеска, образующегося из клетки *ci*, также продолжают делиться, сначала только поперечными перегородками. Интересно отметить, что клетка *n* делится тем же способом, что и гипофизарная клетка *m*, т. е. двумя косыми перегородками (табл. V, *9*). Последовательность клеточных делений зародыша от стадии, изображенной на табл. V, *9*, до состояния, близкого к зрелости (табл. V, *10*), не просле-

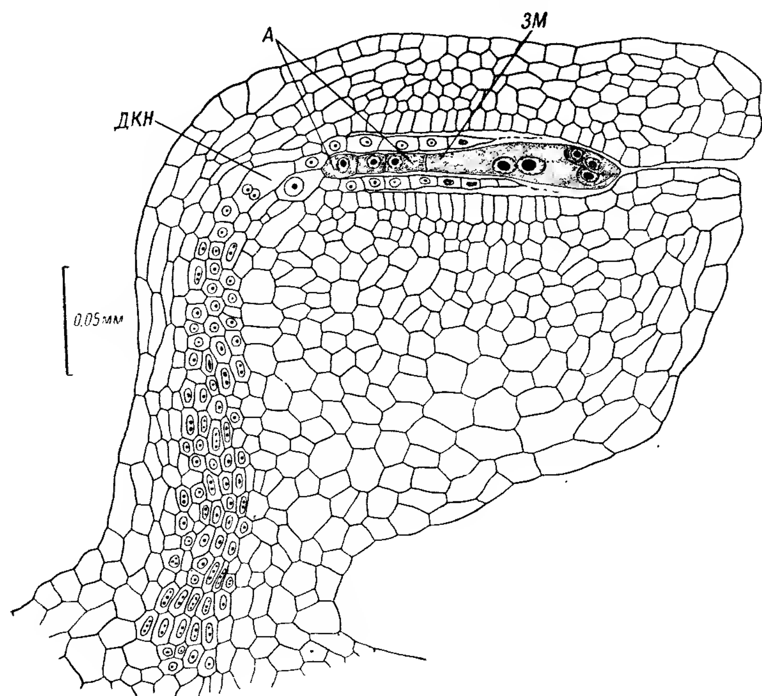


Таблица IV

Строение семяпочки *Lathraea squamaria* L.

ЗМ — зародышевый мешок; *А* — антиподы; *ДКН* — двуядерные клетки нуцеллуса.

жена, но сравнение этих двух рисунков позволяет представить генезис частей зародыша по системе Суэжа (Souèges) следующим образом:

$$ca = pco + pvt + phy + icc$$
$$cb = iec + co + s,$$

т. е. развитие зародыша у *Lathraea squamaria* идет соответственно IV мегархитипу 1-го периода и 1-й группы серии А.

Применяя систему Джогансена (Johansen, 1950), можно сказать, что зародыш *Lathraea* развивается по Onagrad-типу, причем деления инициальной гипофизарной клетки идут по тому пути, который Джогансен отмечает как «иногда встречающийся» или «аномальный».

Прокамбиальный пучок формируется вскоре после возникновения примордиев семядолей (табл. V, *10*). В зрелом зародыше семядоли недоразвиты, прокамбиальный пучок в них не входит (табл. V, *11*). Корневой апекс дифференцируется обычным для двудольных способом, однако число составляющих его элементов уменьшено по сравнению с таковым у автотрофных *Scrophulariaceae*.

Обсуждение

Для представителей сем. *Scrophulariaceae* характерна двугнездная завязь с центральной плацентацией (Флора СССР, 1955). Одногнездная завязь и париетальная плацентация у *Lathraea* служили основными признаками, по которым этот род включали в сем. *Orobanchaceae*. Однако, как показал Боушор (1920), уменьшение гнезд в завязи может быть связано с переходом к паразитному образу жизни. Некоторые представители из сем. *Scrophulariaceae*, в частности бесхлорофильные *Hyobanche*, *Harveya*, *Lathraea clandestina* и *Christisonia* из сем. *Orobanchaceae*, показывают переходы от двудо однокамерного состояния завязи и тем самым демонстрируют родственные связи между сем. *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Тенденция к одногнездности и париетальной плацентации отмечена и для *Orthocarpus luteus*, *Euphrasia arctica* и *Gerardia pedicularia* (Arekal, 1963, 1964). Тиаги (Tiagi, 1962) считает, что у всех *Scrophulariaceae* плацентация по природе своей париетальная, так как завязь неполно двугнездная, плаценты не сливаются, а лишь соприкасаются, причем каждая из них имеет свой эпидермис.

Учитывая вышеизложенное, следует признать, что по строению завязи *Lathraea squamaria* не является исключением в сем. Норичниковых, а демонстрирует завершив-

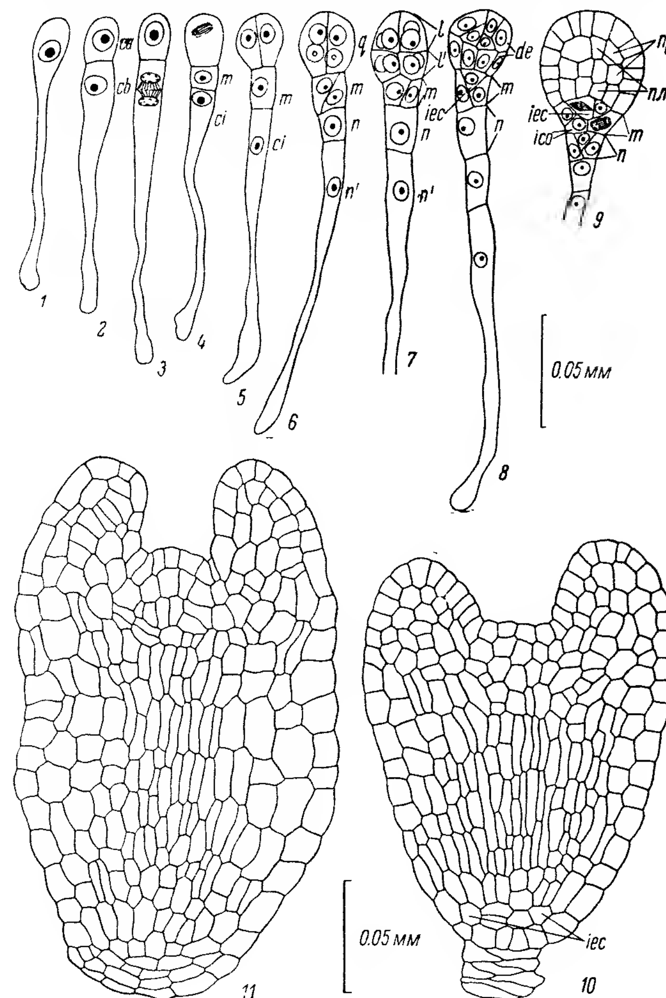


Таблица V

Схема развития зародыша у *Lathraea squamaria* L.

1 — зигота; *2* — первое деление зиготы; *3—4* — деление базальной клетки; *5* — Т-образная тетрада; *6—7* — зародыш на стадии образования квадрантов и октантов; *8* — продольный срез зародыша на стадии отделения дерматогена; *9* — продольный срез зародыша на стадии образования инициалей периблемы и плеромы; *10*, *11* — продольные срезы почти зрелого и зрелого зародыша, *пр* — периблема; *пл* — плерома; *остальные обозначения* даны по схеме Суэжа (подробнее см. в тексте).

шийся этап в формировании полностью одногнездной завязи с двумя париетальными плацентами.

Как видно из литературных данных, макроспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей сем. Норичниковых протекают довольно однообразно (за исключением некоторых видов рода *Melampyrum*). Почти у всех представителей данного семейства наблюдается линейная тетрада макроспор, что характерно и для *Lathraea squamaria*. Только у *Bacopa hamiltoniana* (Saleeulla a. Govindu, 1950) и у *Mimulus ringens* (Arekal, 1965) отмечена Т-образная тетрада. В большинстве случаев функционирует халазальная макроспора, что наблюдается и у *Lathraea squamaria*, хотя у некоторых родов зародышевый мешок может развиваться из любой макроспоры, как у *Pedicularis silvatica* (Berg, 1954), *Striga orobanchoides* (Tiagi, 1956) и у *Penstemon secundiflorus* (Evans, 1919).

Для всех изученных до сих пор представителей сем. Норичниковых характерен моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа. Единственным исключением

является *Melampyrum lineare* (Arekal, 1963), у которого отмечен тетраспорический зародышевый мешок.

Вариации в строении зародышевого мешка касаются главным образом антиподального района. Так, у некоторых представителей образуются только две антиподальные клетки, причем верхняя из них двуядерная. Эта особенность отмечена у *Alectorolophus* (Schmid, 1906), *Sopubia trifida* (Jyengar, 1940), *Veronica agrestis* (Vargese, 1963) и *Mimulus ringens* (Arekal, 1965).

Наше исследование показало, что у *Lathraea squamaria* наряду с зародышевыми мешками, имеющими три клетки антипод, встречаются зародышевые мешки с двумя антиподами, верхняя из которых двуядерная. Последняя образуется в результате выпадения процесса стенкообразования между несестринскими халазальными ядрами. Таким образом, тенденция к некоторой депрессии халазальной зоны зародышевого мешка, наблюдаемая у *L. squamaria*, отмечена также и у других представителей сем. *Scrophulariaceae* и проявляется одинаково — в образовании двух антиподальных клеток, верхняя из которых является двуядерной. Кроме того, почти для всех представителей сем. Норичниковых отмечена ранняя дегенерация клеток антипод, что наблюдалось и у *L. squamaria* (Glišić, 1932). Стойко сохраняющиеся антиподы обнаружены пока только у *Gratiola officinalis* (Glišić, 1933) и у *Mimulus ringens* (Arekal, 1965).

Мы наблюдали у *Lathraea sqamaria* своеобразные двуядерные клетки в основании нуцеллуса, начиная с дифференциации археспория и далее на всех стадиях развития зародышевого мешка и на первых стадиях развития эндосперма. Насколько нам известно, двуядерные клетки в этом районе семяпочки не наблюдались у других представителей сем. *Scrophulariaceae*, но тенденция к образованию специфических клеток нуцеллуса в основании зародышевого мешка отмечена в ряде случаев. Так, Арекал (Arekal, 1965) отмечает стойко сохраняющиеся вокруг антипод нуцеллярные клетки с увеличенными ядрами у *Mimulus ringens*.

Наличие нуцеллярной колонки ниже антиподального района зародышевого мешка отмечено для *Melampyrum lineare*, *Euphrasia arctica* (Arekal, 1963) и для *Pedicularis silvatica* (Berg, 1954). Однако у *Orthocarpus luteus* «все нуцеллярные клетки разрушаются полностью при созревании зародышевого мешка» (Arekal, 1963). Возможно, что образование двуядерных клеток в основании нуцеллуса у *Lathraea squamaria* связано с характером проводящего пучка семяпочки, представленного лишь прокамбиальным тяжом.

У большинства исследованных представителей сем. Норичниковых зародыш развивается по типу *Capsella bursa pastoris*, а по классификации Суэжа (Souèges) эмбриогенез их можно отнести к IV мегархитипу 1-го периода группы I серии А. Исключением является *Melampyrum lineare* (Arekal, 1963), у которого зародыш развивается по типу *Polygonum persicaria* или в соответствии с III мегархитипом по системе Суэжа, и *Ilysanthes parviflora*, для которого отмечена линейная тетрада (Raghavan a. Srinivasan, 1941). Как показало наше исследование, развитие зародыша у *Lathraea squamaria* происходит по типу, характерному для большинства представителей *Scrophulariaceae*. Небольшие отклонения в пределах типа наблюдаются при делении инициалов гипофиза. Почти у всех изученных видов инициальной гипофизарной клеткой является клетка *d*. Большинство исследователей считает, что она делится путем заложения изогнутой перегородки на две неравные по величине и форме клетки. Это отмечено у *Veronica arvensis* (Souèges, 1921), *Digitalis purpurea*, *Alonsoa caulauliata*, *Nemesia floribunda* и *N. melissaefolia*, *Chaenostoma foetidum*, *Erinus alpinus* (Crété, 1948, 1950а, 1950б, 1953, 1954), у *Orthocarpus luteus* и *Mimulus ringens* (Arekal, 1963, 1965). Этот способ деления Джогансен (1950) считает характерным для Onagrad-типа. Однако есть указания об ином способе деления инициала гипофизарной клетки, а именно, вертикальной или косой перегородкой. Этот способ деления по Джогансену может встречаться как одна из «аномальных» вариаций в Onagrad-типе. Подобное деление описывает Крете (Crété, 1950б) у *Alonsoa caulauliata*. Наряду с образованием обычной изогнутой перегородки «случается, что гипофизарная клетка (инициальная гипофизарная клетка, — *З. Н.*) делится два раза вертикально, чтобы дать четыре гипофизарных квадранта». На рисунке это деление Крете изображает косой перегородкой. Он отмечает, что в первый раз такое строение было найдено у представителя сем. *Scrophulariaceae*. Косая перегородка изображена и в инициале гипофиза, которым является клетка *n* у зародыша *Melampyrum lineare* (Arekal, 1963), хотя автор, видимо, не придает этой картине никакого значения. Наше изучение развития зародыша у *Lathraea squamaria* показывает, что в инициальной гипофизарной клетке *m* происходит образование двух косых перегородок. В связи с этим возникает некоторое сомнение в возможности неравного деления инициальной гипофизарной клетки горизонтальной изогнутой перегородкой. Нам кажется, что рисунки, на которых изображена изогнутая перегородка в инициале гипофиза, есть результат неправильной интерпретации одной из оптических плоскостей косо заложенной первой перегородки в инициальной гипофизарной клетке.

Таким образом, исследование некоторых эмбриологических особенностей *Lathraea squamaria* и сравнение их с таковыми у других представителей сем. *Scrophulariaceae* говорят о наличии общих признаков в их эмбриональном развитии.

В заключение хочу выразить глубокую благодарность Э. С. Терехину за предоставленный мне материал и помощь в исследовании, а также заведующему лабораторией проф. М. С. Яковлеву за внимание к работе.

Литература

Афанасьева Н. Г. (1960). К познанию филогении семейства Норичниковых, Диссерт. БИН, Л. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Козо-Полянский Б. М. (1965). Курс систематики высших растений. — Комарницкий Н. А., Н. П. Кудряшов, А. А. Уранов. (1962). Систематика растений. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Тиаги Я. Д. (1962). Анатомическое изучение сосудистого оснащения цветка некоторых видов сем. *Orobanchaceae* и *Scrophulariaceae*. Вестн. МГУ, сер. 6, 2. — Флора СССР. (1955). *Scrophulariaceae*, 22. — Arekal G. D. (1963). Embryological studies in Canadian representatives of the tribe *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae*. Canad. Journ. Bot., 41, 2. — Arekal G. D. (1964). Contribution to the embryology of *Gerardia pedicularia* L. Journ. Ind. Bot. Soc., XLIII, 3. — Arekal G. D. (1965). Embryology of *Mimulus ringens*. Bot. Gaz., 126, 1. — Berg R. J. (1954). Development and dispersal of the seed of *Pedicularis silvatica*. Nytt. Mag. Botanik., 2. — Bernard C. (1903). Sur l'embryogenie des quelques plantes parasites. Journ. Bot., XVIII. — Boeshore J. (1920). The morphological continuity of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae*. Contrib. Bot. Labor. Univ. Pennsylvania, 5. — Crété P. (1948). Recherches embryologiques chez les Scrofulariacees. Developpement de l'albumen et de l'embryon chez le *Chaenostoma foetidum* Jacq. Benth. Bull. Soc. Bot. France, 95, 3—4. — Crété P. (1950a). Embryologie des Scrofulariacees. Developpement de l'albumen chez *l'Alonsoa caulauliata*. Bull. Soc. Bot. France, 97. — Crété P. (1950). Embryologie des Scrofulariacees. L'albumen et l'embryon chez *Nemesia*. Bull. Soc. Bot. France, 97. — Crété P. (1953). Embryologie des Scrofulariacees. Developpement de l'albumen et de l'embryon chez le *Digitalis purpurea* L. Phytomorphology, 3, 3. — Crété P. (1954). Embryologie de *l'Erinus alpinus* L. (*Scrofulariaceae*). Les relations entre les genres *Erinus* L. et *Digitalis* L. Phytomorphology, 4, 3—4. — Emberger L. (1960). Traité Botaniqué, II. Les végétaux vasculaires. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien, II. — Engler A. u. K. Prantl. (1895). Die naturlichen Pflanzenfamilien, IV, 3b. — Evans A. T. (1919). Embryo sac and embryo of *Penstemon secundiflorus*. Bot. Gaz., 67. — Glišić L. M. (1929). Über die Endosperm- und Haustorienbildung bei *Orobanche hederae* Duby und *Orobanche gracilis* L. Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Beograd, 1. — Glišić L. M. (1932). Zur Entwicklungsgeschichte von *Lathraea squamaria* L. Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Beograd, 2. — Glišić L. M. (1933). Zur Entwicklungsgeschichte von *Gratiola officinalis*. Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Beograd, 2. — Goebel K. (1932). Organographie der Pflanzen. Archegoniaten und Samenpflanzen : 1384. — Heinricher E. (1917). Zur Physiologie der schmarotzenden Rhinantheen, besonders der halbparazitischen. Naturwissenschaften, 5. — Hofmeister W. (1859). Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abh. Ges. Wiss., VI. — Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants. I. Dicotyledons. — Johansen D. A. (1950). Plant Embryology. — Jyengar C. V. K. (1940). Structure and development of seeds in *Sopubia trifida*. Journ. Ind. Bot. Soc., 19. — Raghavan T. S. a. V. K. Srinivasan. (1941). Morphological and cytological studies in the *Scrophulariaceae*. IV. The development of the embryosac and endosperm in *Scoparia dulcis*. Proc. Ind. Acad. Sci., B, XIII, 4. — Safeeulla K. M. a. H. C. Govindu. (1950). Development of the female gametophyte and endosperm in *Bacopa hamiltoniana*. Lloydia, 13, 3. — Schmid E. (1906). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. Beih. Bot., Zbl., 1. — Souèges R. (1921). Embryogenie des Scrofulariacees. Developpement de l'embryon chez le *Veronica arvensis* L. C.R. Acad. Sci., 172. — Tiagi B. (1956). A contribution to the embryology of *Striga orobanchoides* Benth. and *Striga euphrasioides* Benth. Bull. Torrey Bot. Club, 83. — Vargese T. M. (1963). Studies in the family *Scrophulariaceae*, I. A contribution to the embryology of *Veronica agrestis* L. Proc. Ind. Acad. Sci., LVIII, B, 6. — Wettstein R. (1924). Handbuch der Systematischen Botanik.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 III 1966).

УДК 581.47 : 616.007 : 582.772.2

С. К. Кабулов

О МНОГОКРЫЛАТЫХ ПЛОДАХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КЛЕНА (*ACER* L.)

С 1 рисунком

S. K. KABULOV. ON THE POLYCARPELLATE FRUITS OF SOME SPECIES OF MAPLE (*ACER* L.)

В Ботаническом саду Каракалпакского филиала АН Узбекской ССР (г. Нукус) плодоносят 3 вида клена: *Acer ginnala* Maxim., *A. semenovii* Rgl. et Herd и *A. tataricum* L. Эти клены были привезены в виде саженцев в 1959—1960 гг. из Ботанического

сада АН Узбекской ССР (г. Ташкент) и Каракумской научно-исследовательской станции (г. Хива). В связи с тем, что почти все виды клена представляют значительный интерес для озеленения, в 1965 г. нами было начато изучение особенностей цветения и плодоношения этих видов. При анализе их соцветий были обнаружены некоторые отклонения в числе рылец и завязей у отдельных цветков. Наряду с цветками с 2 рыльцами встречались цветки с 3 и реже с 4—5 рыльцами. Завязи последних были соответственно 3—4—5-гнездными. В последующем из цветков с увеличенным числом гнезд и рылец развивались плоды с 3, 4 и 5 крылатками.

По мнению Б. М. Козо-Полянского (1936, 1937), В. Л. Рыжкова (1941, 1954), Н. П. Крепке (1950), А. Л. Тахтаджяна (1954), Ал. А. Федорова (1958) и других, некоторые аномалии в строении растительных организмов способствуют пониманию путей возникновения тех или иных структурных особенностей. Они имеют важное значение также для решения вопросов эволюции и филогении растений.

Ал. А. Федоров (1958 : 215) пишет: «. . . мы полагаем, что использование данных тератологии, во-первых, весьма важно для познания изменчивости видов растений



Дву- и трикрылатые плоды видов *Acer*.

1, 2 — A. ginnala; 3, 4 — A. semenovii; 5, 6 — A. tataricum.

как основы формо- и видообразовательного процесса и, во-вторых, анализ тератологического материала (в сравнительно-морфологическом аспекте) представляется весьма необходимым для решения ряда вопросов филогении».

По мнению Рыжкова (1941 : 128), «Всякое „уродство“ представляет собою результат развития в атипичных условиях или с атипичными предпосылками. Оно является нарушением типического хода развития и поэтому имманентные закономерности в области тератологии не могут быть не чем иным, как законом развития».

Пенциг (Penzig, 1921) в своей известной сводке по тератологии растений указывает, что цветки кленов (*A. dampestre*, *A. dasycarpum*, *A. negundo*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. rubrum*, *A. saccharinum*) полимерные и могут иметь до 8 плодолистиков. Он также сообщает, что у некоторых видов клена встречаются плоды с 3 крылатками (*A. campestre*, *A. negundo*, *A. saccharinum*), с 4 крылатками (*A. dasycarpum*) и с 3, 4, 5 крылатками (*A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*).

Рацив (Raţiv, 1960) наблюдал плоды с 3—4 крылатками у *A. negundo*. Гасис (Haasis, 1963) описывал случай образования у *A. macrophyllum* плодов с 3, 4, 5, 6 и 10 крылатками.

На изучаемых нами видах клена в г. Нукусе часто встречались плоды с 3 крылатками и реже — с 4—5. Почти все крылатки трикрылатых плодов были нормально развитыми (см. рисунок). У плодов с 4—5 крылатками 1—2, иногда 3 крылатки были недоразвитыми.

После созревания плодов на каждом растении был произведен подсчет плодов, имеющих увеличенное число крылаток. Количество плодов с увеличенным числом крылаток было разным не только у различных видов, но и у разных деревьев одного и того же вида (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Количество многокрылаток и соотношение его с общим числом плодов на одном дереве

Виды клена	Происхождение	Номер дерева	Количество плодов					% многокрылаток
			всего	плодов с числом крылаток				
				2	3	4	5	
Acer ginnala	Ташкент	1	3812	3790	22	—	—	0.6
	»	2	1634	1594	23	10	7	2.4
	»	3	3076	3023	51	2	—	1.4
	Хива	1	1545	1532	13	—	—	0.8
	»	2	894	781	113	—	—	12.6
A. semenovii	»	1	919	910	6	3	—	0.9
	»	2	953	914	39	—	—	4.2
	»	3	1500	1483	17	—	—	1.2
	»	4	1499	1479	16	1	3	1.3
	»	5	293	279	7	5	2	5.4
A. tataricum	»	1	113	100	7	3	3	11.5
	Ташкент	2	6000	5997	3	—	—	0.05
	»	3	4667	4652	15	—	—	0.3

Как видно из табл. 1, количество многокрылаток у изученных видов клена колеблется от 0.05 до 12.6% от общего числа плодов. Интересно отметить, что крылатки дву- и многокрылатых плодов в морфологическом отношении друг от друга не отличаются; на это указывает и Рацив (Raţiv, 1960). Но вес многокрылатых плодов значительно больше, чем у двукрылатых. Величина вполне развитых крылаток дву- и многокрылатых плодов существенно не различается (табл. 2). В связи с отсутствием достаточного количества 4—5-крылатых плодов, приводим только величины крылаток дву- и трикрылатых плодов (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Средняя величина крылаток дву- и трикрылатых плодов в пределах одного дерева

Виды клена	Происхождение	Вес крылаток (в мг)		Длина крылаток (в мм)		Ширина крылаток (в мм)	
		двухкрылатых	многокрылатых	двухкрылатых	многокрылатых	двухкрылатых	многокрылатых
Acer ginnala	Ташкент	31.3±0.1	28.5±0.1	25.7±1.9	24.2±1.1	7.6±0.1	7.9±1.0
A. semenovii	Хива	51.8±0.5	50.2±0.4	30.6±0.2	31.6±1.0	13.0±0.2	12.8±1.0
A. tataricum	Ташкент	66.4±0.9	64.0±1.1	32.4±0.6	32.4±0.6	10.7±1.1	10.5±0.2

Видимо, многокрылатые плоды этих видов клена встречаются и в других пунктах произрастания. Например, из 78 плодов клена гиннала, полученных из г. Риги (Ботанический сад университета, урожай 1964 г.), 6 были трикрылатками. Из 4421 плода этого же вида, полученных из Карагандинского ботанического сада (урожай 1965 г.), 17 были трикрылатками, а 5 — четырекрылатками.

Пенциг (Penzig, 1921, II : 224), ссылаясь на работу Штенцеля (Stenzel, 1890), предполагает, что 3-й плодолистик в цветках *A. platanoides* появляется в результате превращения тычинок в плодолистик. Виганд (Wigand, 1887) часто наблюдал срастание цветков *A. pseudoplatanus*, где число плодолистиков было увеличенным. Бларингем (Blaringhem, 1907) сообщает, что ежегодная стрижка явора способствует появлению различных аномалий, в том числе увеличению количества плодолистиков в цветках. Рациев (Rativ, 1960) считает, что 3—4-крылатые плоды у *A. negundo* появляются в результате срастания цветков. Однако высказывания указанных авторов нуждаются в экспериментальном подтверждении.

Причина появления и морфогенез описываемых плодов и их дальнейшая судьба остаются пока недостаточно освещенными.

Литература

Козо-Полянский Б. М. (1936). Уродство у растений. БСЭ, 56 1-е изд. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Тератология цветка и новые вопросы его теории. Сов. бот., 6. — Коновалов И. Н. (1952). Об отклонениях в строении некоторых растений. Тр. БИН'а, сер. VI, 2. — Кренке Н. П. (1950). Регенрация растений. — Первухина Н. В. и И. Н. Коновалов. (1959). Случаи уродств цветка и их истолкование. В сб.: Итоги и перспективы исследований развития растений. — Рыжков В. Л. (1941). Позеленение цветков с точки зрения механики развития. Бот. журн., 2—3. — Рыжков В. Л. (1954). Происхождение центральной плаценты в свете тератологических данных. Бот. журн., 5. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тутаюк В. Х. (1952). Анатомо-морфологический анализ махровости покрытосеменных растений. Тр. БИН'а, сер. VII, 3. — Федоров Ал. А. (1958). Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. Проблема вида в ботанике. 1. — Blaringhem L. (1907). Mutation et traumatismes. Bull. Sci. France et Belg. — Haasis F. W. (1963). Polycarpellate fruits in Bigleaf maple. Leafl. West, Bot., 10, 2. — Penzig O. (1921). Pflanzen-Teratologie, I—II. — Raţiv F. (1960). Un caz teratologic la fructul de *Acer negundo* L. Contributii bot. Univ. «Babeş Bolvai» din Cluj Grad. Bot. — Wigand A. (1887). Beiträge zur Pflanzen-Teratologie. Bot. Hefte, 2.

Ботанический сад
Каракалпакского филиала
Академии наук Узбекской ССР,
г. Нукус.

(Получено 2 II 1966).

УДК 581.412 : 581.143/577.95

Ал. А. Федоров

«КРУГОВИНЫ» (ОСОБЕННОСТИ РОСТА НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ)

С 3 рисунками

AL. A. FEDOROV. «CIRCULARITIES» (PECULIAR FEATURES OF GROWTH OF SOME PLANTS)

Однажды, рассматривая аэрофотоснимки прибрежной части одного из озер Карельского перешейка (оз. Пюхя-Ярви), мы обнаружили своеобразный рисунок контуров, соответствующих прибрежным зарослям тростника *Phragmites communis* Trin. Здесь, на темном фоне чистой воды, отчетливо были видны светлые кольца, нередко тесно соприкасающиеся друг с другом (рис. 1).

Сначала мы заподозрили здесь дефект негатива или позитива. Казалось, что в результате плохого качества проявления на поверхности того или другого изображения остались засохшие капли раствора проявителя, которые случайно попали туда, где имелись изображения тростниковых зарослей. Однако подробный осмотр других планшетов аэрофотосъемки вдоль упомянутой береговой линии озера показал, что почти во всех местах, где на снимках виднелись пятна прибрежной водной растительности, были заметны своеобразные кольца.

Пришлось гипотезу о засохших на фотографиях каплях отбросить и отправиться непосредственно к озеру, чтобы посмотреть тростниковые заросли в натуре. Первый же осмотр этих зарослей, сделанный в том самом месте, где на снимке были замечены кольца, показал следующее.

Уже с берега, в особенности в том месте, где заросли тростника были сравнительно редкими, отчетливо выделялись кольцеобразные куртины, состоявшие как из генеративных, так и вегетативных побегов. Эта картина полностью повторялась и в других местах, где прибрежные тростниковые заросли образовывали не сплошные массивы, а отдельные группы. Особенно отчетливо «кольца» просматривались там, где поверхность озера можно было обозревать с возвышенных участков берега.

Чтобы окончательно убедиться в существовании своеобразных колец тростника, мы пересекли не одно такое кольцо на лодке. При этом каждый раз можно было заметить, что по периферии кольца высовывались из воды молодые бесплодные побеги растения, быстро сменявшиеся стеной побегов с метелками; внутри же кольца побеги мельчали, не несли метелок, а в самом центре иногда имелось пространство чистой воды. Таким образом, в вертикальном разрезе каждое кольцо имело приблизительно следующий вид (рис. 2).

Чаще мы наблюдали, что в середине кольца чистой воды не было, а все пространство заполнялось мелкими, но бесплодными тростниковыми стеблями. Заметили мы также и то, что тростник иногда образовывал компактные группы, не имевшие кольцеобразной структуры, но представлявшие собою как бы отдельные «кусты» округлой формы.

Сопоставляя все эти три типа участков зарослей тростника можно представить себе следующую схему их формирования (рис. 3).

Сначала одно растение тростника образует группу, состоящую всего лишь из нескольких десятков стеблей. Постепенно эта группа разрастается по периферии более или менее равномерно и образует одну округлую (в плане) и довольно значительную (по площади) заросль. По мере дальнейшего центробежного разрастания корневищ и в результате отмирания их в центре образуется кольцо живых побегов

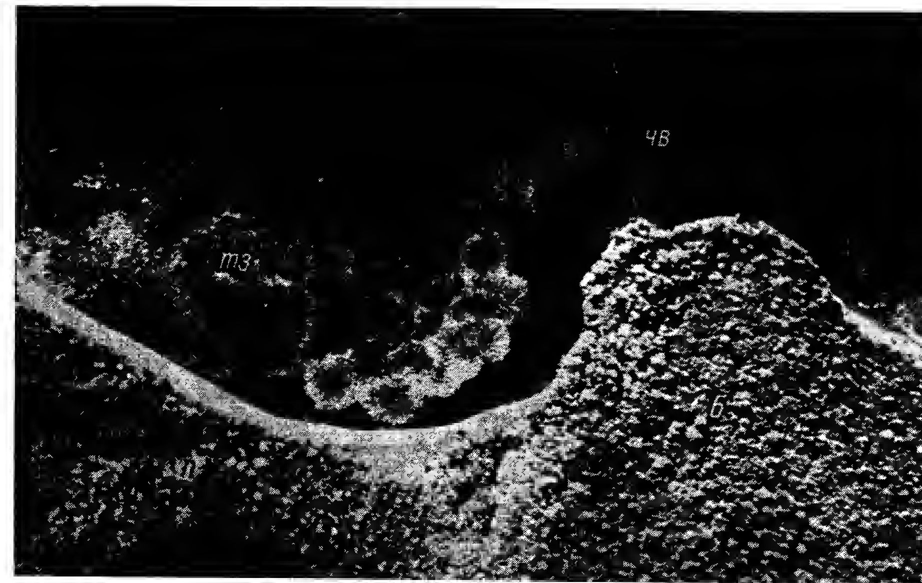


Рис. 1. Общий вид зарослей тростника в мелководной части озера (аэрофотоснимок).
тз — тростниковые заросли; *чв* — чистая поверхность воды; *б* — берег; *п* — песчаный пляж.

«круговины», как это показано на рис. 2. Такая «круговина» заметна до тех пор, пока в периферической ее части сохраняется контакт между соседними корневищами. Однако как только кольцо достигает больших размеров оно обычно распадается на отдельные участки и круговина как целое исчезает. В результате остаются отдельные группы стеблей, постепенно смыкающиеся в одну более или менее сплошную заросль.

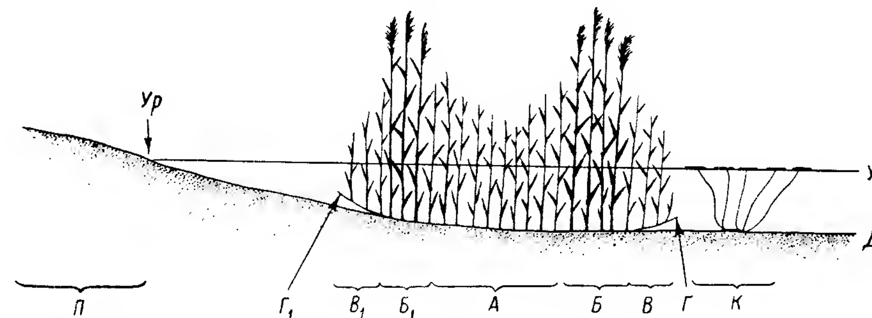


Рис. 2. Схема строения «круговины» тростника (в вертикальной плоскости).
А — середина кольца (бесплодные побеги); *Б* и $Б_1$ — стебли тростника с метелками; *В* и $В_1$ — периферия кольца (бесплодные побеги); *Г* и $Г_1$ — нарастающие конечные побеги корневища; *К* — кувшинка; *П* — песчаный пляж; *Ур* — линия уреза воды; *У* — уровень воды; *Д* — дно мелководной части водоема.

Аналогичные тростнику круговины образуют также и некоторые другие водные растения, например озерный камыш *Schoenoplectus lacustris* L. Его кольца можно видеть на Финском заливе близ Малой Ижоры, на оз. Хеппо-Ярви у Токсова, на Ладожском озере у г. Приозерска и во многих других пунктах Ленинградской области. Кольцеобразные группы тростника и камыша имеются и у берегов «Московского моря», в том месте, где его пересекает линия Октябрьской железной дороги.

Естественно возникает вопрос, — свойственны ли описанные кольца только водным растениям, или, быть может, они характерны и для других растений, обитающих на суше?

Оказывается, кольца есть и у настоящих сухопутных растений. Например, кольцевые дерновины (с отмершей серединой) образует известный злак — щучка луговая *Deschampsia caespitosa* (L.) B. Beauv. Отличные кольца (до 5—6 м в диаметре) можно видеть у ириса злакового *Iris graminea* L. в степях Казахстана, например у ст. Тюльку-Бас. Кольцами растет плаун *Lycopodium complanatum* L. Эти кольца особенно хорошо заметны на боровых гарях Карельского перешейка.

Кольцеобразные «лепешки» образует также и высокогорное растение терескен серый *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. M. на Памире. Кольцами растут слоевища многих лишайников как на лесной почве (*Lobaria pulmonaria* Hoff., *Peltigera aphthosa* Willd.), так и на камнях (*Parmelia centrifuga* [L.] Ach.). Кольцеобразное строение слоевищ последнего растения нашло отражение в видовом эпитете *centrifuga* (бегущая от центра).

На стволах деревьев, на старых дощатых заборах и крышах можно видеть кольцеобразные слоевища ксантории *Xanthoria parientina* (L.) Th. Fr.

Мицелий большого числа видов базидиальных грибов образует «ведьмины» кольца, иногда достигающие гигантских размеров. Кольцеобразные же колонии (на искусственных средах) образуют многие плесневые грибы, а также бактерии.

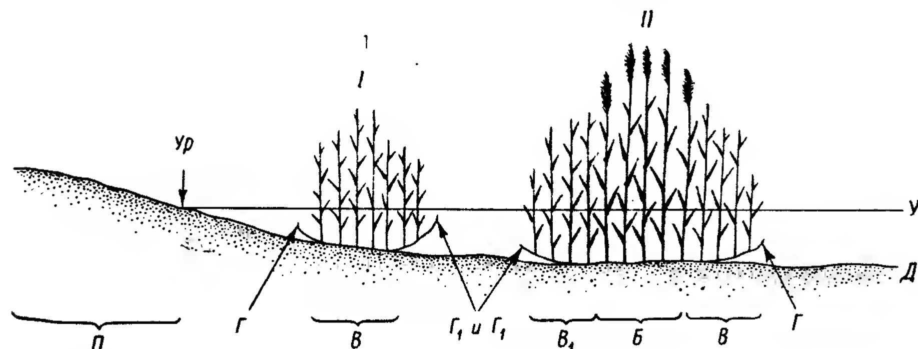


Рис. 3. Схема формирования «круговины» тростника (в вертикальной плоскости).

I — особь тростника, лишенная генеративных побегов; *В* — бесплодные побеги; *Г* и $Г_1$ — нарастающие побеги корневища; *II* — особь тростника с генеративными побегами в центре; *Б* — стебли тростника с метелками; $В—В_1$ — бесплодные побеги; *Г* и $Г_1$ — нарастающие побеги корневища. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Таким образом, центробежное разрастание особей многих растений является характерной их чертой, свойственной множеству видов как высших (цветковых), так и низших (споровых) растений.

Какие же причины лежат в основе возникновения описанных колец? Причины эти, видимо, не всегда одинаковые, но на некоторые из них можно указать.

Мицелий ряда грибов, стелющиеся слоевища лишайников, ползучие стебли плаунов, плагиотропные побеги дерновин злаков или иных растений, латки тимьяна или куропаточьей травы растут своими верхушками от центра к периферии, как правило, разрастаются по кругу (или близкой к нему фигуре) и, постепенно отмирая в центре, не образуют направляющихся внутрь новых побегов. В результате такого центробежного роста получается кольцо, постепенно увеличивающееся в диаметре иногда до весьма значительных размеров.

Почему же середина кольцеобразно разросшегося растения нередко оказывается пустой? Здесь, одностороннее образование побегов (или частей слоевища), видимо, связано с сильно изменяющимися условиями жизни растения внутри кольца. Например, pH боровой почвы, где обычно растет плаун сплюснутый, равна 5. Внутри же кольца, в результате жизнедеятельности растения, pH сильно меняется и доходит до 7. Но при такой реакции среды плаун расти больше не может и отмирает. Таким образом, живые побеги растения как бы все время стремятся к субстрату с благоприятной кислотностью (pH=5) и «убегают» от места, где pH почвы стал слишком высоким.

Нечто подобное, вероятно, бывает и у других растений; но, по-видимому, не во всех случаях условия внутри кольца так сильно (или надолго) изменяются, что в них не могут существовать особи того же и других видов.

Иногда бывает так, что круговины одного и того же вида накладываются друг на друга. Следовательно, внутри кольца одной особи оказываются корневища соседней особи. Но картина может быть и иной, когда внутри круговины одного вида поселяется другой вид. Здесь первый как бы «готовит» условия жизни для второго.

За какой же период времени образуются описанные выше кольца? Для разных растений эта скорость весьма различна. Так, например, кольцо мицелия плесневого гриба на поверхности питательной среды (в чашке Петри) образуется всего за несколько дней. Поскольку плесневый гриб — растение небольшое, и кольцо образуется маленькое.

Кольцо из слоевища многих лишайников возникает в течение ряда лет, так как лишайники растут довольно медленно. Кольцо из побегов плауна сплюснутого может образоваться на 4—5-й год, но крупные кольца (до 3—5 и более метров в диаметре), видимо, существуют не один десяток лет.

Многолетними являются и «ведьмины» кольца у грибов. Для того чтобы кольцеобразно расползтись в стороны на 10—15 м от точки возникновения, мицелию гриба нужны годы. А для того чтобы образовалось кольцо у терескена — не одна сотня лет.

Следовательно, для различных растений сроки возникновения колец весьма разнообразны. Они зависят от размеров самого растения, от скорости роста частей слоевища или побега, от продолжительности жизни особи, от характера и свойств почвы, от степени сомкнутости окружающего растительного покрова, а также от многих других причин.

Возникает и еще один вопрос. Не свойственно ли образование круговин другим растениям и не является ли это общим правилом?

На этот вопрос можно дать ответ отрицательный. Хотя образование круговин — явление в природе не столь редкое, тем не менее оно характерно далеко не для всех растений. Многие из них, образуя так называемые «латки», «коврики», «подушки», существуют в свойственном им объеме и конфигурации десятки и сотни лет, но не превращаются в кольца. Например, гигантские плоские подушки эспарцета *Onobrychis echidna* Lipsky, иногда имеющие в диаметре до 5—6 м, видимо, не изреживаются и не отмирают в середине. Почти не образуют колец и «латки» куропаточьей травы. Это связано с тем, что побеги указанных растений, хотя и обладают плагиотропным ростом, но способны образовывать разветвления в различных направлениях, а не в одном (они растут не только «вперед»). Кроме того, побеги таких растений сравнительно долго живут и несут большое число почек возобновления. В результате, «латка» или «подушка» сохраняют свою форму, не превращаясь в кольцо.

Изложенные факты мало освещены в специальной литературе, хотя представляются весьма интересными. Было бы желательно привлечь к ним внимание исследователей и установить, насколько это явление распространено в природе и какие причины вызывают его в каждом отдельном случае.

УДК 581.143 : 582.4/.9 : 51

Чжан Ши-цзюй

ВЗАИМОСВЯЗЬ ПРИРОСТА ДЕРЕВА ПО ДИАМЕТРУ С ОСОБЕННОСТЯМИ ЕГО КРОНЫ

CHANG SHYH-CHÜ. RELATIONSHIP OF THE RADIAL INCREMENT TO THE CROWN CHARACTERISTICS OF FOREST TREES

Известно, что рост дерева по диаметру в основном происходит за счет продуктов фотосинтеза текущего года, а рост в высоту преимущественно зависит от запаса веществ, накопленного в дереве за предыдущий год (Kramer a. Kozlowski, 1960; Kozlowski, 1962, 1963). Первый симптом угнетения дерева в лесу — непрерывное уменьшение ширины годичных колец в нижней части ствола. Борманн (Bormann, 1965) объясняет это недостатком поступающих в зону камбия продуктов фотосинтеза и передвигающихся вместе с ними ростовых веществ (регуляторов). Прогрессивное сужение годичных колец в свою очередь ведет к ослаблению фотосинтетической функции дерева, препятствуя восходящему току в заболони.

Таким образом, важнейшую роль в росте дерева по диаметру играет фотосинтетическая способность дерева. Она в свою очередь должна в значительной степени определяться размером кроны, ее структурой и формой, а также особенностями ее размещения в пологе леса.

Задача настоящей работы — выявить зависимость интенсивности роста дерева (годичного прироста по диаметру на высоте груди) от особенностей строения его кроны.

Объекты исследования и методика работы. Работа производилась в нагорной дубраве Теллермановского опытного лесничества Лаборатории лесоведения АН СССР (Воронежская область). В 1960 и 1961 гг. были заложены постоянные пробные площади в дубово-ясеневых насаждениях на темно-серой лесной почве. Эти насаждения представляют собой различные возрастные стадии восстановительных смен коренного типа леса — ясенево-дубняка снытево-осокового.

Насаждения относительно одновозрастные, семенного происхождения, сформированные предварительным возобновлением. Полнота древостоя и сомкнутость крон — 0.9—1.0; бонитет — II—III. Во всех случаях ясень обыкновенный входит в состав первого яруса древостоя и доля его участия колеблется от 0.4 (при 70-летнем возрасте насаждений) до 0.6—0.7 (при 20- и 40-летнем возрасте).

Все деревья на пробных площадях были подробно описаны. Ежегодно в конце вегетационного периода штангенциркулем измерялся диаметр ствола на высоте груди (1.3 м от поверхности земли) в двух перпендикулярных направлениях по отметке на стволе. Разница между диаметрами за два последующих года принималась за годичный прирост по диаметру.

Особенности кроны дерева количественно характеризовались следующими признаками: 1) высота дерева — измерялась эклиметром; 2) длина кроны — измерялась

ТАБЛИЦА 1

Корреляция между приростом по диаметру (Δd) и высотой дерева (H), диаметром кроны (Dc) и индексом ее формы $\left(\frac{Dc}{lc}\right)$

Возраст насаждений (лет)	Корреляции	Число наблюдений (n)	Коэффициенты корреляции (r)	Корреляционное отношение (e)	Проверка характера корреляции по $F = \frac{e^2 - r^2}{1 - e^2} \cdot \frac{n - k_x}{k_x - 2}$				
					F	f_1	f_2	F_{05}	F_{01}
70	Δd, H	60	+0.585**[2]	0.635	0.363*[1]	13	45	1.945	2.560
	Δd, Dc	60	+0.637**	0.708	2.620*	4	54	2.544	3.688
	Δd, $\frac{Dc}{lc}$	60	+0.450**	0.595	1.143*	10	48	2.030	2.710
40	Δd, H	233	+0.611**	0.632	1.218*	8	223	1.98	2.60
	Δd, Dc	233	+0.644**	0.660	2.049*	4	227	2.41	3.41
	Δd, $\frac{Dc}{lc}$	233	+0.395**	0.457	1.231*	12	219	1.80	2.28
20	Δd, H	217	+0.616**	0.634	1.617*	5	210	2.26	3.11
	Δd, Dc	217	+0.502**	0.561	1.848*	10	205	1.87	2.41
	Δd, $\frac{Dc}{lc}$	217	+0.205**	0.239	0.332*	10	205	1.87	2.41

ТАБЛИЦА 2

Влияние возраста насаждений на корреляции между приростом по диаметру (Δd) и высотой дерева (H), диаметром кроны (Dc) и индексом ее формы $\left(\frac{Dc}{lc}\right)$

Проверка нулевой гипотезы $r' = r'' = r'''$

Корреляции между	Возраст насаждений (лет)	Число наблюдений (n)	Коэффициенты корреляции (r)	Z $Z_{(r)} = \frac{1}{2} \lg \frac{1+r}{1-r}$	Усредненная стандартная ошибка для z $\sigma_{z'-z''} = \left(\frac{1}{n'-3} + \frac{1}{n''-3}\right)^{1/2}$	Критерий различия между z $U_{z'-z''} = \frac{\mid z' - z'' \mid}{\sigma_{z'-z''}}$
Δd, H	70	$n' = 60$	$r' = 0.585$	$Z' = 0.6701$	$\sigma_{z'-z''} = 0.0468$	$U_{z'-z''} = 0.863$*
	40	$n'' = 233$	$r'' = 0.611$	$Z'' = 0.7105$	$\sigma_{z''-z'''} = 0.0300$	$U_{z''-z'''} = 0.027$*
	20	$n''' = 217$	$r''' = 0.616$	$Z''' = 0.7186$	$\sigma_{z'''-z'} = 0.0471$	$U_{z'''-z'} = 1.030$*
Δd, Dc	70	$n' = 60$	$r' = 0.637$	$Z' = 0.7532$	—	$U_{z'-z''} = 0.252$*
	40	$n'' = 233$	$r'' = 0.644$	$Z'' = 0.7650$	—	$U_{z''-z'''} = 7.100$**
	20	$n''' = 217$	$r''' = 0.502$	$Z''' = 0.5520$	—	$U_{z'''-z'} = 4.272$**
Δd, $\frac{Dc}{lc}$	70	$n' = 060$	$r' = 0.450$	$Z' = 0.4847$	—	$U_{z'-z''} = 1.432$*
	40	$n'' = 233$	$r'' = 0.395$	$Z'' = 0.4177$	—	$U_{z''-z'''} = 6.990$**
	20	$n''' = 217$	$r''' = 0.205$	$Z''' = 0.2080$	—	$U_{z'''-z'} = 5.875$**

Примечание. Критические замечания: $U_{05} = 1.96$; $U_{01} = 2.58$.

---

[1] Значимость на 5%-м уровне.
[2] Значимость на 1%-м уровне.

также, как высота дерева; 3) диаметр кроны — определялся косвенно на плане проекции крон деревьев, причем площадь проекции рассматривалась как правильный круг; 4) индекс формы кроны — процентное отношение диаметра кроны к ее длине. При 100%-м индексе крона имеет шаровидную форму.

Результаты. Чтобы выявить, насколько тесно связан годичный прирост дерева по диаметру с характером кроны и каков характер этих связей, все собранные по перечисленным выше признакам материалы подвергались корреляционному анализу. Его результаты (табл. 1) показывают, что между годичным приростом (средним за период последних 3—4 лет) и внешними признаками дерева существуют положительные связи. Связи годичного прироста с высотой дерева и с диаметром кроны отличаются средней теснотой ($r_{\Delta d - H} = 0.60$; $r_{\Delta d - Dc} = 0.50$—0.65), а связь между приростом и индексом формы кроны характеризуется довольно слабой теснотой $\left(r_{\Delta d - \frac{Dc}{lc}} = 0.20\text{—}0.45\right)$. Все эти связи реальны и имеют прямолинейный характер, ибо характеризующие их коэффициенты корреляции значимы на 1%-м уровне, а различия между коэффициентами корреляции и соответствующими корреляционными отношениями оказываются на 5%-м уровне значимости.

ТАБЛИЦА 3

Проверка влияния симметричности кроны на прирост дерева по диаметру методом χ^2

Возраст насаждений	Распределение деревьев по проверяемым признакам				Значение Хи-квадрата
		$\Delta d < \Delta \bar{d}$	$\Delta d \geqslant \Delta \bar{d}$	n_x	
70	Асимметричная крона	9	6	15	$\chi^2 = 0.893$
	Симметричная крона	23	22	45	
	n_y	32	28	60	
40	Асимметричная крона	48	26	74	$\chi^2 = 5.648$
	Симметричная крона	75	84	159	
	n_y	123	110	233	
20	Асимметричная крона	28	14	42	$\chi^2 = 2.586$
	Симметричная крона	90	85	175	
	n_y	118	99	217	

Примечание. $\chi^2_{05} = 3.84$; $\chi^2_{01} = 6.63$.

Теснота связи прироста с высотой дерева оказалась независящей от возраста насаждения, но теснота его связей с диаметром кроны и индексом ее формы с возрастом несколько увеличивается, причем это происходит, видимо, только в момент перехода от молодняка к жердняку (табл. 2).

Из приведенных данных вытекает, что прирост дерева по диаметру увеличивается по мере увеличения высоты дерева (т. е. при возвышении вершины кроны в пологе леса) и расширения кроны. Причина этого очевидна: чем выше находится крона дерева в пологе леса, тем лучше ее освещение, чем она шире, тем больше поверхность аппарата фотосинтеза.

Прирост ствола по диаметру находится в реальной положительной корреляции с индексом формы кроны, хотя теснота этой связи незначительна. По выражению самого индекса формы кроны $\frac{Dc}{lc}$ видно, что прирост по диаметру связан отрицательно с длиной живой кроны дерева. По мере приближения формы кроны к шаровидной прирост ствола по диаметру увеличивается. Все эти факты противоречат имеющимся в литературе заключениям.

У большинства авторов заключение о положительной корреляции прироста с длиной живой кроны базировалось на наблюдениях и опытах с хвойными породами. Как известно, последние обычно имеют пирамидальные кроны, особенно в молодом возрасте, и тем самым образуют сильно мозаичную верхнюю поверхность полога; чем длиннее живая часть кроны, тем сильнее выражена эта мозаичность, способствующая лучшему доступу света в кроны деревьев, и, следовательно, более интенсивному фотосинтезу. В нашем случае рассматриваемая порода — ясень обыкновенный — имеет крону параболоидной формы и образует менее мозаичную поверхность полога. Поэтому чем больше будет длина живой кроны, тем бóльшая часть ее будет в затенении. Несоответствие вышеприведенных фактов выводам В. Г. Нестерова (1954) и С. Ш. Читашвили (1965) о влиянии формы кроны на темпы роста, видимо, объясняется недостаточной изученностью этого вопроса; указанные авторы не приводят убедительных и статистически достоверных доказательств.

ТАБЛИЦА 4

Регрессионный анализ прироста ствола по диаметру (Δd) на высоте груди в зависимости от высоты дерева (H), диаметра его кроны (Dc) и индекса формы кроны $\left(\frac{Dc}{lc}\right)$

Возраст насаждений (лет)	Регрессия Δd в зависимости от H, Dc и $\frac{Dc}{lc}$	Число наблюдений n	Коэффициенты регрессии				Разложение квадратов для прироста (Δd): сумма квадратов по источникам варьирования									$R^2 = \frac{\Sigma g_x^2}{\Sigma y^2}$	Значимость регрессии $F = \frac{\Sigma g_x^2/f_1}{\Sigma d_{y-x}^2/f_2}$
							общее отклонение от средней			регрессия			отклонение от регрессии				
			a	b_1	b_2	b_3	Σy^2	f	$S^2 = \Sigma y^2/f$	Σg_x^2	f_1	$\Sigma g_x^2/f_1$	$\Sigma d_{y-x}^2 = \Sigma y^2 - \Sigma g_x^2$	f_2	$S_{y-x}^2 = \Sigma d_{y-x}^2/f_2$		
70	$Y = a + b_1x_1$	60	—5.329	0.396	—	—	70.2281	59	1.1903	23.4671	1	23.4671	46.7610	58	0.8062	0.3342	29.108 **
	$Y = a + b_2x_2$	60	0.299	—	0.550	—	70.2281	59	1.1903	31.3140	1	31.3140	38.9141	58	0.6709	0.4459	46.675 **
	$Y = a + b_3x_3$	60	1.268	—	—	0.017	70.2281	59	1.1903	15.7196	1	15.7196	54.5085	58	0.9398	0.2238	16.726 **
	$Y = a + b_1x_1 + b_2x_2$	60	—3.272	0.208	0.413	—	70.2281	59	1.1903	35.8119	2	17.9060	34.4162	57	0.6038	0.5099	29.656 **
	$Y = a + b_1x_1 + b_3x_3$	60	—5.078	0.335	—	0.013	70.2281	59	1.1903	31.6099	2	15.8050	38.6182	57	0.6775	0.4544	23.328 **
	$Y = a + b_2x_2 + b_3x_3$	60	0.256	—	0.509	0.003	70.2281	59	1.1903	31.5554	2	15.7777	38.6727	57	0.6785	0.4493	23.254 **
	$Y = a + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	60	—3.544	0.219	0.339	0.005	70.2281	59	1.1903	36.4708	3	12.1569	33.7573	56	0.6028	0.5193	20.167 **
40	$Y = a + b_1x_1$	233	—3.166	0.395	—	—	201.95	232	0.8705	86.05	1	86.05	115.90	231	0.5017	0.4261	171.517**
	$Y = a + b_2x_2$	233	0.420	—	0.651	—	201.95	232	0.8705	90.18	1	90.18	111.77	231	0.4579	0.4465	196.943**
	$Y = a + b_3x_3$	233	1.165	—	—	0.016	201.95	232	0.8705	36.79	1	36.79	165.16	231	0.7150	0.1822	51.454**
	$Y = a + b_1x_1 + b_2x_2$	233	—2.515	0.258	0.445	—	201.95	232	0.8705	117.88	2	58.94	84.07	230	0.3655	0.5837	161.258**
	$Y = a + b_1x_1 + b_3x_3$	233	—3.152	0.350	—	0.010	201.95	232	0.8705	98.82	2	49.41	103.13	230	0.4484	0.4893	110.192**
	$Y = a + b_2x_2 + b_3x_3$	233	0.444	—	0.685	0.002	201.95	232	0.8705	90.52	2	45.26	111.43	230	0.4845	0.4482	93.420**
	$Y = a + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	233	—2.504	0.258	0.453	0.0004	201.95	232	0.8705	117.92	3	39.31	84.03	229	0.3669	0.5839	107.127**
20	$Y = a + b_1x_1$	217	—1.118	0.329	—	—	101.29	216	0.4689	38.48	1	38.48	71.81	215	0.3340	0.3799	115.209**
	$Y = a + b_2x_2$	217	0.663	—	0.595	—	101.29	216	0.4689	23.24	1	23.24	78.06	215	0.3630	0.2294	64.022**
	$Y = a + b_3x_3$	217	1.096	—	—	0.007	101.29	216	0.4689	4.21	1	4.21	97.08	215	0.4515	0.0416	9.324**
	$Y = a + b_1x_1 + b_2x_2$	217	—0.860	0.250	0.275	—	101.29	216	0.4689	42.29	2	21.14	59.00	214	0.2757	0.4175	76.678**
	$Y = a + b_1x_1 + b_3x_3$	217	—1.191	0.320	—	0.003	101.29	216	0.4689	39.07	2	19.54	62.22	214	0.2907	0.3857	67.217**
	$Y = a + b_2x_2 + b_3x_3$	217	0.911	—	0.794	—0.009	101.29	216	0.4689	32.10	2	16.05	69.19	214	0.3233	0.3169	49.644**
	$Y = a + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	217	—0.645	0.231	0.389	—0.004	101.29	216	0.4689	43.02	3	14.34	58.27	213	0.2736	0.4247	52.412**

Примечание. Y — прирост (в мм); x_1 — высота дерева (в м); x_2 — диаметр кроны (в м); x_3 — индекс формы кроны (в %); f — число степени свободы; R — корреляционное отношение.
** — значимость на 1%-м уровне.

В литературе часто придавали большое значение симметричности кроны: она рассматривалась как верный признак лучшего класса дерева. Однако деревья с асимметричными кронами, дающие большой прирост по диаметру, и, наоборот, деревья со слабым приростом, но с нормально развитыми симметричными кронами не являются редким исключением в лесу. Таким образом, возникает вопрос, влияет ли симметричность кроны на темпы роста и является ли она надежным критерием для подразделения деревьев на классы.

Чтобы ответить на этот вопрос при помощи метода χ^2 была выполнена проверка нулевой гипотезы о том, что асимметричность кроны не оказывает отрицательного влияния на прирост по диаметру.

Результаты проверки (табл. 3) показывают, что для 70- и 20-летних насаждений вычисленные значения Хи-квадрата значительно ниже критического значения χ^2_{05}; для 40-летнего насаждения вычисленное значение, хотя несколько выше критического χ^2_{05}, но далеко не достигает уровня χ^2_{01}. Следовательно, во всех случаях нулевая гипотеза должна приниматься и отклонения наблюдаемого прироста от соответствующего теоретического прироста, приписанные асимметричности кроны, являются статистически недостоверными. Следовательно, асимметричность кроны не влияет отрицательно на прирост ствола по диаметру.

Для количественной характеристики зависимости прироста от высоты дерева, диаметра и формы кроны использовались регрессионный анализ и способ разложения квадратов. Это выполнимо лишь условно. При рассматривании зависимости прироста от того или иного фактора (признака) влияние остальных факторов принимается за постоянное.

Результаты анализа наблюдаемых деревьев для трех насаждений даны в табл. 4. Приведенные в ней данные не требуют особого объяснения. Достаточно лишь сказать, что коэффициенты регрессии «b_1», «b_2» и «b_3» показывают, насколько увеличивается прирост при увеличении на единицу соответствующих факторов, и что константа «a» свидетельствует о том, что прирост по диаметру у деревьев возникает лишь после того, как его крона достигает известного уровня.

По мере включения все больших факторов в регрессии нарастают и значения R^2; эти значения являются мерой того, сколь удовлетворительна подобранная регрессия или, иными словами, какая часть общего отклонения от средней может устраняться при построении данной регрессии. Резкое повышение значения R^2 наблюдалось при построении регрессии, в которую включены высота дерева и диаметр его кроны. Во всех случаях наибольшее значение R^2 не превышало 0.60, а для 20-летнего насаждения оно достигало лишь 0.42. Все это говорит о том, что влиянием рассматриваемых факторов можно объяснить только около половины размера варьирования прироста ствола по диаметру, причем основная часть этой половины приходится на влияние высоты дерева и диаметра его кроны и лишь очень ничтожная доля — на форму кроны. Остальная, невыясненная часть варьирования прироста, видимо, обусловливается такими неучтенными при построении регрессии факторами, как конкуренция между подземными частями растений за питание, влагу и пр.

Выводы

1. Текущий прирост ствола по диаметру на высоте груди зависит в основном от размера кроны и ее размещения в пологе леса по вертикали.

2. Эта зависимость имеет прямолинейный характер и среднюю силу корреляции ($r_{\Delta d \cdot H} = +0.60$; $r_{\Delta d \cdot Dc} = +0.50 \sim +0.65$).

3. Форма кроны (заостренная или закругленная) лишь очень незначительно влияет на прирост $\left(r_{\Delta d \cdot \frac{Dc}{lc}} = +0.20 \sim +0.45\right)$.

4. Симметричность кроны не влияет на прирост.

5. Особенности кроны объясняют только 50—60% величины варьирования прироста по диаметру.

ЛИТЕРАТУРА

Нестеров В. Г. (1954). Общее лесоводство. — Читашвили С. Ш. (1965). Особенности рубок ухода в молодняках горных лесов Грузии. Тр. Тбилисск. инст. леса, 14. — Bormann F. H. (1965). Changes in the growth pattern of white pine trees undergoing suppression. Ecology, 46, 3. — Kozlowski T. T. (1962). Photosynthesis, climate, and tree growth. Chap. 8 in «Tree Growth», — Kozlowski T. T. (1963). Growth characteristics of forest trees. Journ. Forestry, 61, 9. — Kramer J. P. a. T. T. Kozlowski. (1960). Physiology of trees.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
Московская область,
село Успенское.

(Получено 25 IV 1960).

УДК 581.132/581.116 : 633.11 : 576.74

К. Ж. Сыбанбеков

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА И ТРАНСПИРАЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ ОСТИСТЫХ И БЕЗОСТЫХ ФОРМ ПШЕНИЦЫ

K. Zh. S Y B A N B E K O V. COMPARATIVE DATA ON THE RATE OF PHOTOSYNTHESIS AND TRANSPIRATION OF DIFFERENT ORGANS IN AWNED AND AWNLESS FORMS OF WHEAT

В последнее время в литературе уделяется значительное место вопросу о функциональном значении чешуй и остей колоса хлебных злаков. В ряде работ (Asana a. Mani, 1950; Петинов и Павлов, 1955, 1957; Полимбетова и Мамонов, 1963; Grundbacher, 1963, и др.) показана активная роль чешуй в ассимиляционной деятельности злаков, особенно возрастающая в период налива зерна; выяснено также, что значительный удельный вес в фотосинтезе колоса принадлежит остям. Уже довольно давно установлено участие остей в транспирации (Zoebl u. Mikosch, 1892; Schmid, 1898), подтвержденное современными исследователями (Vervelde, 1953; Schulte, 1955; Мирославов, 1963, и др.).

Дальнейшая разработка вопроса о функциональном значении чешуй и остей колоса пшеницы входит в задачу наших исследований. Предыдущее сообщение (Сыбанбеков, 1965) касалось главным образом участия чешуй колоса в фотосинтетической деятельности растений. В настоящей работе сообщаются дополнительные сведения по фотосинтезу, а также сравнительные данные по интенсивности транспирации чешуй, остей и листьев у различных форм пшеницы.

ТАБЛИЦА 1

Потенциальная интенсивность фотосинтеза (в мг CO_2 на 1 г сухого веса за 1 час)

Сорта	Фазы развития	Колос: среднее (из трех определений)	Колос: простое отклонение от среднего	Лист: среднее (из трех определений)	Лист: простое отклонение от среднего
'Казахстанская 126' (остистая)	Колошение	11.3	±1.6	27.7	±2.5
	Цветение	8.5	±1.6	24.9	±1.3
'Бабило' (коротко-остистая)	Колошение	7.3	±0.6	32.8	±3.5
	Цветение	4.8	±0.6	28.3	±5.9
'Альбидум 43' (безостая)	Колошение	7.4	±0.7	25.2	±1.6
	Цветение	4.4	±0.7	23.3	±2.9

ТАБЛИЦА 2

Изменение интенсивности транспирации различных сортов пшеницы в течение дня в фазу колошения (количество испаряемой воды в граммах на 1 г сырого веса за 1 час)

Сорта	Органы	Часы суток: 9	10	11	12	13	14	15	16
'Казахстанская 126' (остистая)	Колос	0.19	0.22	0.25	0.14	0.27	0.44	0.20	0.22
	Ость	0.18	1.10	1.11	0.57	0.53	0.67	1.21	0.95
	Лист	0.13	0.85	0.66	0.59	0.80	0.64	0.73	0.43
'Бабило' (коротко-остистая)	Колос	0.20	0.23	0.28	0.14	0.16	0.13	0.25	0.20
	Лист	1.04	0.87	1.01	0.90	1.03	0.87	0.88	0.86
Температура воздуха (в °С)	—	15.4	16.3	15.8	14.2	13.9	14.1	15.2	14.9
Дефицит влажности воздуха (в %)	—	35	21	17	17	23	21	30	27

ТАБЛИЦА

Изменение интенсивности транспирации различных сортов пшеницы в течение дня в фазу цветения (количество испаряемой воды в граммах на 1 г сырого веса за 1 час)

Сорта	Органы	Часы суток: 8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
'Казахстанская 126' (остистая)	Колос	0.20	0.23	0.35	0.48	0.42	0.38	0.54	0.59	0.33	0.46	0.45	0.35	0.20	0.22
	Ость	0.22	1.03	1.48	0.38	0.78	1.54	1.80	0.78	1.02	2.11	0.83	0.57	0.34	0
	Лист	0.98	0.68	1.76	1 36	1.50	1.13	1.75	0.75	0.97	1.62	0.82	0.92	0.33	0.49
'Бабило' (коротко-остистая')	Колос	0.09	0.17	0.29	0.27	0.34	0.32	0.40	0.84	0.46	0.30	0.36	0.19	0.15	0
	Лист	0.76	1.27	1.85	1.50	1.81	1.00	1.92	—	2.78	1.21	1.36	0.42	0.70	0.02
'Альбидум 43'	Колос	0.04	0.11	0.35	0.30	0.67	0.19	0.36	0.28	0.21	0.30	0.30	0.23	0.15	0.11
	Лист	0.62	1.23	1.26	—	1.54	1.40	1.14	—	1.42	1.03	1.36	0.35	0.14	1.14
Температура воздуха (в °С)	—	15.2	14.8	15.2	15.9	17.4	18.8	18.8	18.2	18.4	18.4	18.6	17.9	15.6	15.6
Дефицит влажности воздуха (в %)	—	46	36	42	60	58	63	69	61	60	59	61	57	36	46

Для проведения физиологических исследований были взяты 3 формы пшеницы *Triticum aestivum*: остистая — v. *ferrugineum* (сорт 'Казахстанская 126'), коротко-остистая — v. *haragi* (сорт 'Бабило') и безостая — v. *albidum* (сорт 'Альбидум 43').

Растения выращивались на делянках в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Определения фотосинтеза и транспирации проводились в фазы колошения и цветения растений 7 VII и 17 VII.

Интенсивность фотосинтеза определялась с помощью радиоактивного углерода C^{14} методом О. В. Заленского, О. А. Семихатовой и В. Л. Вознесенского (1955). Исследования проводились летом 1965 г. Одновременно у трех растений брали колос и верхние листья. Фотосинтез определяли в лабораторных условиях при освещенности 13 000 люкс и экспозиции 5 минут с учетом двухминутного темнового поглощения.

Определение интенсивности транспирации производилось на месте произрастания растений по методу Л. А. Иванова ежечасно в двукратной повторности с помощью торзионных весов. У всех сортов для взвешивания брали средний колосок в колосе, самый верхний лист, а у 'Казахстанской 126' — также ости колосковой и цветковой чешуй. После определения транспирации эти органы высушивались до воздушно-сухого веса. Одновременно психрометром Ассмана проводилось ежечасное определение (на уровне травяного покрова) температуры и влажности воздуха.

ТАБЛИЦА 4

Динамика содержания воды у различных сортов пшеницы в течение дня в фазу колошения
(в % от воздушно-сухого веса)

Сорта	Органы	Часы суток							
		9	10	11	12	13	14	15	16
'Казахстанская 126' (остистая)	Колос	422.6	315.1	294.3	303.0	308.6	283.1	274.3	296.0
	Ость	231.6	411.8	236.0	280.0	256.8	197.1	207.1	255.9
	Лист	283.9	—	277.1	237.6	322.1	296.3	275.0	298.0
'Бабило' (коротко-остистая)	Колос	205.3	336.6	299.5	299.4	304.5	300.0	308.0	348.4
	Лист	268.5	248.5	248.0	301.5	249.9	218.1	234.3	244.6

Определение интенсивности транспирации в фазу колошения проводилось в пасмурный день при 100-процентной облачности и было прекращено в 16 часов в связи с начавшимся дождем. В фазу цветения транспирация определялась в солнечный день при почти полном отсутствии облаков.

Как видно из табл. 1, интенсивность фотосинтеза во всех случаях в фазу колошения была выше, чем в фазу цветения. В этом отношении наши данные согласуются с данными ряда исследователей (Singh a. Lal, 1935; Заленский, 1941, 1944, 1954; Катунский, 1941; Коновалов, 1944; Филиппова, 1959; Заленский, Штанько и Пономарева, 1961). Следует отметить, что в фазу цветения интенсивность фотосинтеза чешуй, по сравнению с листьями, понижалась более значительно. Данные, приведенные в табл. 1, показывают достоверную разницу в интенсивности фотосинтеза колоса у остистой формы, с одной стороны, и формы с короткими остями и безостой, с другой. На обеих фазах развития колос остистой формы ('Казахстанская 126') обнаруживал более высокую интенсивность фотосинтеза, чем колос двух других форм с редуцированными остями. В фазу цветения интенсивность фотосинтеза колоса у 'Казахстанской 126' была почти в 2 раза больше, чем у 'Альбидум 43'. Что же касается интенсивности фотосинтеза листьев различных форм, то из-за больших индивидуальных колебаний достоверной разницы не получено. В целом эти результаты соответствуют нашим данным, приведенным в предыдущем сообщении (Сыбанбеков, 1965).

Колос, как и листья, у всех сортов проявляет себя в качестве органа активного фотосинтеза. Однако интенсивность фотосинтеза колосьев меньше, чем у листьев растений того же сорта пшеницы. И хотя у остистых форм эта разница меньше, чем у безостых, но все же она довольно велика; так, интенсивность фотосинтеза у колоса пшеницы 'Казахстанская 126' в 2.5 раза меньше, чем у листа, а у сорта 'Бабило' (с редуцированными остями) даже в 4—5 раз меньше.

Следует отметить, что фотосинтез мы изучали только в двух фазах развития — колошения и цветения, и анализировали верхние, наиболее активные листья, без признаков старения и отмирания.

Для более полной сравнительной характеристики фотосинтетической активности этих органов необходимо в дальнейшем провести определения фотосинтеза в течение всего цикла развития растения.

Данные по интенсивности транспирации колоса, остей и листьев сорта 'Казахстанская 126', а также колоса и листьев сортов 'Бабило' и 'Альбидум 43' сведены в табл. 2 и 3. Как видно, интенсивность транспирации всех органов в течение дня сильно изменяется. При этом максимальные и минимальные значения интенсивности транспирации для одних и тех же органов растений различных сортов, а в некоторых случаях также и для различных органов растений одного сорта не совпадают по часам. Так, например, максимальное значение транспирации для колоса растений пшеницы сорта 'Казахстанская 126' в фазу колошения было в 14 часов, а листья растений того же сорта наиболее интенсивно транспирировали в 10 часов. В той же фазе развития колос сорта 'Бабило' имел максимальное значение интенсивности транспирации в 11 часов.

Колос у всех сортов транспирирует в общем довольно интенсивно в течение всего дня как в фазу колошения, так и в фазу цветения (только у некоторых сортов транспирация сильно ослабевает в ранние утренние и поздние вечерние часы). Однако как у остистого сорта 'Казахстанская 126', так и у безостого 'Альбидум 43' и у сорта 'Бабило' с редуцированными остями интенсивность транспирации колоса значительно ниже, чем у листьев. Максимальная величина интенсивности транспирации листа у 'Казахстанской 126' на обеих фазах развития почти в 3 раза выше, чем у колоса. У 'Бабило' и 'Альбидум' разница в интенсивности транспирации колоса и листа еще больше.

Насколько позволяют судить приведенные данные, колос 'Казахстанской 126' отличается более высокой транспирационной активностью, чем у двух других сортов. Можно предположить, что повышенная активность транспирации колоса 'Казахстанской 126' обусловлена наличием у этого сорта остей. Действительно, наши определения показали весьма высокую интенсивность транспирации у остей этого сорта. Как можно видеть из таблиц, по интенсивности транспирации ости почти не уступают листьям, а в ряде случаев и превосходят их. Правда, в течение дня интенсивность транспирации у остей обнаруживает значительно более резкие колебания, чем у листьев.

Одновременно с определениями интенсивности транспирации нами производилось измерение содержания воды в колосьях, остях и листьях тех же сортов. Эти данные сведены в табл. 4 и 5. Сопоставление транспирационной активности различных органов растений с содержанием воды в них в различное время дня показывает, что повышение интенсивности транспирации в большинстве случаев совпадает со снижением содержания воды в тканях того или иного органа.

Изученные нами сорта пшеницы, как можно судить по приведенным данным, отличаются друг от друга по интенсивности процессов фотосинтеза и транспирации. При этом заслуживает внимания то, что остистый сорт 'Казахстанская 126' как по интенсивности транспирации, так и по интенсивности фотосинтеза колоса стоит на первом месте среди изученных сортов. Наименьшая интенсивность транспирации и фотосинтеза характерна для колоса безостого сорта 'Альбидум 43'. Что же касается листьев, то по интенсивности транспирации ксерофитный остистый сорт 'Казахстанская 126' занимает промежуточное положение между 'Бабило' (наиболее высокая интенсивность

ТАБЛИЦА 5

Динамика содержания воды у различных сортов пшеницы в фазу цветения
(в % к воздушно-сухому весу)

Сорта	Органы	Часы суток													
		8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
'Казахстанская 126'	Колос	387.4	179.8	205.0	209.0	170.4	181.2	210.9	205.5	154.4	174.8	205.2	403.6	171.4	199.8
	Ость	182.8	178.6	198.0	146.7	196.5	225.0	—	183.3	170.0	192.3	163.5	177.2	161.2	195.1
	Лист	209.1	194.2	217.0	333.7	338.8	260.5	284.4	314.3	224.8	246.8	339.8	261.8	245.3	301.7
'Бабило'	Колос	246.5	216.8	217.0	212.5	217.6	234.2	215.4	204.7	203.5	442.1	207.9	215.7	199.6	207.5
	Лист	269.2	252.4	243.8	233.5	208.8	227.7	224.7	233.8	215.2	239.8	277.8	336.0	226.0	244.7
'Альбидум 43'	Колос	192.8	527.6	219.5	253.7	—	452.2	196.3	227.3	203.1	158.6	160.8	187.0	204.4	177.4
	Лист	434.1	291.0	218.6	253.7	206.0	222.6	445.2	230.0	201.1	207.6	176.3	220.0	222.1	234.4

транспирации листа) и 'Альбидум 43' (самая низкая интенсивность). По фотосинтезу листьев, как мы уже указывали, достоверной разницы не получено.

Выводы

1. Колос принимает активное участие в фотосинтезе и транспирации, но интенсивность этих процессов у него более низкая, чем в листьях.

2. Ости характеризуются повышенной активностью транспирации по сравнению с колосом в целом. Интенсивность транспирации остей приблизительно равна интенсивности транспирации листьев.

3. По фотосинтетической активности, а также по интенсивности транспирации колоса на первом месте из изученных сортов стоит остистый сорт 'Казахстанская 126', на последнем — безостый 'Альбидум 43', а колос короткоостой пшеницы сорта 'Бабило' занимает промежуточное положение.

В заключение автор выражает глубокую благодарность И. А. Корчагиной за помощь в определении интенсивности транспирации, а также О. А. Семихатовой и другим сотрудникам Лаборатории экологии и физиологии фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР за консультацию по методике определения фотосинтеза.

Литература

З а л е н с к и й О. В. (1941). О фотосинтезе растений на больших высотах. ДАН СССР, 31, 1. — З а л е н с к и й О. В. (1944). Фотосинтез и динамика культурных растений в условиях восточного Памира. Изв. Тадж. ФАН СССР, 8. — З а л е н с к и й О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. Вопр. бот., 1. — З а л е н с к и й О. В., О. А. С е м и х а т о в а и В. Л. В о з н е с е н с к и й. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — З а л е н с к и й О. В., Т. П. Ш т а н ь к о и М. М. П о н о м а р е в а. (1961). О фотосинтезе растений центрального Казахстана. Матер. Казахск. конф. по пробл. «Биолог. комплексы районов нов. освоения, их рациональн. использов. и обогащ.». — К а т у н с к и й В. М. (1941). Интенсивность фотосинтеза как основной показатель углеродного питания растений. В сб. работ по физиолог. раст. памяти К. А. Тимирязева. — К о н о в а л о в И. Н. (1944). Физиологическая характеристика действия яровизации на рост растений. Сов. бот., 3. — М а к с и м о в Н. А. (1926). Физиологические основы засухоустойчивости растений. — М и р о с л а в о в Е. А. (1963). О структурных особенностях колоса пшеницы в связи с водным режимом растений. Бот. журн., 12. — П е т и н о в Н. С. и А. Н. П а в л о в. (1955). Повышение белковости зерна яровой пшеницы в условиях орошения посредством внекорневых подкормок. Физиолог. раст., 2, 2. — П е т и н о в Н. С. и А. Н. П а в л о в. (1957). О роли отдельных органов в наливе зерна пшеницы. ДАН СССР, 117, 1. — П о л и м б е т о в а Ф. А. и Л. К. М а м о н о в. (1963). Влияние отдельных органов на налив зерна пшеницы. Тр. Инст. бот. АН Казахск. ССР, 16. — С ы б а н б е к о в К. Ж. (1965). К вопросу о функциональном значении чешуй колоса пшеницы. Бот. журн., 12. — Ф и л и п п о в а Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений восточного Памира. Тр. БИНа, сер. 4, 13. — A s a n a R. D. a. V. S. M a n i. (1950). Studies in physiological analysis of yield. I. Varietal differences in photosynthesis in the leaf, stem and ear of wheat. Physiol. Plant., 3, 1. — G r u n d b a c h e r T. I. (1963). The physiological function of the cereal awn. Bot. Rev., 29, 3. — S c h m i d B. (1898). Bau und Funktionen der Grannen unserer Getreidearten. Bot. Centralbl., 76. — S c h u l t e H. K. (1955). Untersuchungen zur Genetik und zur physiologischen Funktion der Granne bei der Gerste. Zeitschr. Pflanzenzücht., 34. — S i n g h B. N. a. K. N. L a l. (1935). Investigation of the effect of age on assimilation of leaves. Ann. Bot., 49. — V e r v e l d e G. J. (1953). The agricultural value of awns in cereals. Neth. Journ. Agr. Sci., 1, 2. — Z o e b l A. U. u. C. M i k o s c h. (1892). Die Funktion der Grannen der Gerstenähr. Akad. Wiss., Wien., math.-hat. Kl. Sitzber, I, 101.

Педагогический институт им. Абая,
г. Алма-Ата.

(Получено 1 II 1966).

УДК 581/.036 : 547.963.3 : 581.134

Н. А. Сазыкина

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ВКЛЮЧЕНИЕ C^{14} В РИБОНУКЛЕИНОВУЮ КИСЛОТУ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ РАЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

С 1 рисунком

N. A. S A Z Y K I N A. THE AFTER-EFFECT OF LOW TEMPERATURE ON THE INCORPORATION OF C^{14} INTO THE RNA OF LEAVES IN PLANTS OF DIFFERENT GEOGRAPHICAL ORIGIN

Влияние температуры на обмен веществ и рост растений хорошо известно. С синтезом белка, процессами роста, морфогенеза растений тесно связаны превращения нуклеиновых кислот. Отсюда понятен интерес ряда исследователей к вопросу о влиянии условий произрастания, в частности температуры, на образование и обмен нуклеиновых кислот в растениях. В естественных условиях изменение содержания нуклеиновых кислот в зависимости от температуры изучалось в осенне-зимний период у почек древесных растений (Цельникер, 1950; Петровская, 1955) и озимых злаков (Семененко и Красильникова, 1962: Биглов и Щептева, 1964). Авторы, выполнившие эти исследования, считают, что обмен нуклеиновых кислот в клетках растений происходит не только в период интенсивного роста при благоприятных условиях вегетации, но и при низкой температуре, когда видимый рост замедляется или полностью прекращается.

Помимо таких исследований, проводились эксперименты в лабораторных условиях. Так, работами лаборатории В. Г. Конарева (Елсакова, Чекмин, 1964; Чекмин и др., 1964) было установлено, что при низкой повреждающей температуре (—12, —20°) в зародышах пшеницы и ржи происходят процессы деполимеризации молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), деформация и деградация ядер. Для рибонуклеиновой кислоты (РНК) было показано, что под влиянием низкой температуры происходил прирост свободных фосфатных групп РНК, что свидетельствовало о лабилизации связи последней с белками и липоидами. При обратимых температурных повреждениях эти связи восстанавливались. Ю. Л. Цельникер (1962а, 1962б) проводила исследования на срезанных побегах бузины и липы, помещенных в растворы фосфата, при разной температуре. Наибольшее количество нуклеиновых кислот отмечалось ею при температуре 26°. При температуре около 0° наблюдалось снижение их количества по сравнению с исходным. В верхушках побегов с развернувшимися листьями максимум накопления нуклеиновых кислот сдвигался в область более низкой температуры (1—7°). Г. И. Семененко (1964) также провел ряд опытов с целью выяснения влияния температуры на образование нуклеиновых кислот. Опыты ставились с меченым фосфором (P^{32}) при температуре от 0 до 50°. Уже при 0° наблюдалось включение P^{32} в РНК. С повышением температуры скорость включения P^{32} в РНК увеличивалась и, достигнув максимума, снова снижалась. Таким же образом вела себя и ДНК. Оказалось, что температурный максимум включения P^{32} в РНК и ДНК неодинаков у разных растений. У озимой пшеницы и гороха он равен 37°, а у кукурузы и огурцов 40—50°. Чем ниже был температурный максимум роста, тем ниже оказывался и температурный максимум синтеза РНК.

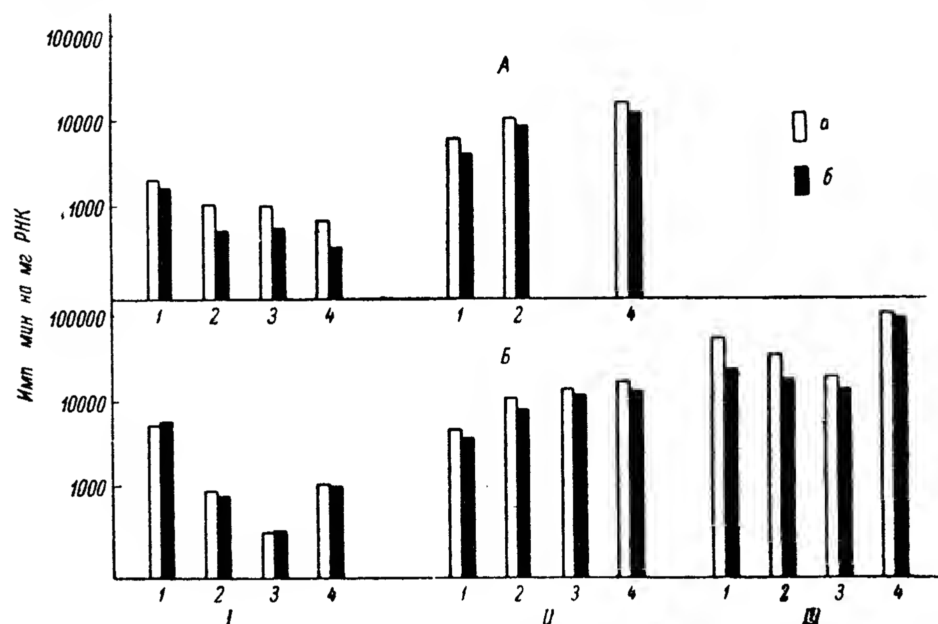
Влияние пониженной температуры на физиолого-биохимические процессы растений не ограничивается только временем ее прямого воздействия, проявляется и последействие ее в течение более или менее значительного периода. Последействие температуры может привести к глубокому изменению обмена веществ (Сисакян, Верховцева, 1948; Жолкевич, 1955; Заленский и др., 1955; Филиппова, 1959; Семихатова, 1960; Семихатова и др., 1962; Коновалов и Сааков, 1965).

По характеру последействия температуры на растения можно до некоторой степени судить об их стойкости к неблагоприятным температурным условиям. Можно ожидать, что у растений разного географического происхождения, с разной степенью приспособленности к низкой температуре реакция на ее изменение будет различной. Исходя из вышеизложенного, нам представлялось интересным проследить последействие пониженной температуры на синтез РНК в листьях растений разного географического происхождения.

Опыты проводились на растениях черной смородины *Ribes nigrum* L. трех сортов: 'Таежная', 'Карельская' и 'Лия плодородная'. Растения выращивались из семян, полученных из разных географических пунктов: семена сорта 'Таежная' — из Полярно-Альпийского ботанического сада (г. Кировск Мурманской обл.), сорта 'Карельская' (местный старофинский сорт) — из Приозерского района, семена 'Лии плодородной' — из Павловской опытной станции (г. Ленинград) и из Института физиологии и биохимии растений АН Молдавской ССР (г. Кишинев). Все растения выращивались в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Работа выполнялась с растениями третьего года жизни. Для опытов брали листья определенного яруса (третий сверху лист) главного побега. Они помещались во влажные камеры. Листья опытного варианта выдерживались в холодильной камере в течение 1.5—2 часов при температуре 0° (—2°). Листья контрольных растений находились при комнатной температуре. По истечении времени экспозиции, листья выставлялись на естественное освещение, и в опытном и контрольном вариантах им давалось одинаковое коли-

чество $C^{14}O_2$. Листья брались для анализа через 12 и 24 часа экспозиции. Фиксация их проводилась сухим льдом. Затем материал обрабатывался холодным метиловым спиртом, 5%-й трихлоруксусной кислотой, этиловым спиртом и эфиром (Smillie, Krotkov, 1960), центрифугировался, осадок высушивался. Нуклеиновые кислоты экстрагировались раствором поваренной соли и осаждались спиртом. Промытый и высушенный осадок гидролизовался 0.5 KOH по Шмидту и Таннгаузеру (Schmidt, Thannhauser, 1945). Раствор доводился до pH-1 хлорной кислотой, выпавший осадок отделялся центрифугированием, а центрифугат доводился до pH-3.5. В полученном гидролизате спектрофотометрически определялось содержание РНК при максимуме поглощения 260 mμ. Для лучшей очистки нуклеотиды РНК разделяли с помощью электрофореза на бумаге (при напряжении 20 v/cm) по методу Маркхема и Смита (Markham, Smith, 1952) в цитратном буфере с pH-3.5. Локализацию нуклеотидов, полученных при гидролизе щелочью, определяли, просматривая электрофореграммы в ультрафиолете. Полосы, соответствующие определенным нуклеотидам, вырезались; нуклеотиды элюировались, наносились на мишени, подсушивались и их радиоактивность определялась на счетчике типа Т-25 БФЛ. Активность всех четырех нуклеотидов суммировалась и производился пересчет на количество РНК в исследуемом материале.

В течение лета 1964 г. было проведено несколько опытов. Полученные данные представлены на рисунке и в таблице.



Последействие пониженной температуры на включение C^{14} в рибонуклеиновую кислоту листьев растений разного географического происхождения.

I, II, III — номера опытов; сорта: *1* — 'Таежная', *2* — 'Карельская', *3* — 'Лия плодородная' (из Ленинграда), *4* — 'Лия плодородная' (из Кишинева); продолжительность экспозиции при температуре воздуха (*I* — 15—20°, *II* — 20—23°, *III* — 25—27°) после действия пониженной температуры в течение: *А* — 12 часов, *Б* — 24 часов; варианты: *а* — контроль, *б* — опыт. *По оси ординат* — удельная радиоактивность РНК в имп./мин. на 1 мг РНК (логарифмическая шкала).

Опыт I (5—6 VI 1964)

Листья выдерживались при температуре 0° (—1°) в течение двух часов. После этого они экспонировались на дневном свету в течение 12 и 24 часов при температуре воздуха 15—20°. В течение суток, когда проводился опыт, шел дождь. Однако, несмотря на недостаточно благоприятные для фотосинтеза условия, происходило включение метки C^{14} в РНК листьев. Этот процесс был наиболее активным в листьях сорта 'Таежная' (3821 имп./мин. на мг РНК). Если принять активность РНК из листьев 'Таежной' за 1, то у остальных сортов она составит 0.3 (для 'Карельской' и 'Лии плодородной' из Ленинграда) и 0.2 (для 'Лии плодородной' из Кишинева). Последействие отрицательной температуры обусловливает снижение включения C^{14} в РНК, на листьях сорта 'Таежная' это сказывается менее значительно, разница составляет 21% по отношению к контролю (см. таблицу). Наиболее сильно снижается синтез РНК у растений сорта 'Лия плодородная' из Кишинева (41%). Сорта 'Карельская' и 'Лия плодородная' из Ленинграда занимают промежуточное положение. При удлинении экспозиции до 24 часов у растений контрольного варианта сортов 'Таежная' и 'Лия плодородная' из Кишинева активность включения C^{14} в РНК продолжала увеличиваться. У растений сорта 'Карельская' после 24-часовой экспозиции она оставалась такой же, как и при 12-часовой экспозиции. У сорта 'Лия плодородная' из Ленинграда она снижалась. Через 24 часа разница между контрольным и опытным вариантами сглажива-

Последействие пониженной температуры на изменение активности включения C^{14} в РНК листьев смородины по сравнению с контролем (в %)

Сорта	Опыты		
	I 4—5 VI	II 2—3 VII	III 15—16 VII
	Экспозиция 12 часов		
'Таежная'	—21	—18	
'Карельская'	—32	—35	
'Лия плодородная' из Ленинграда	—33	—	
'Лия плодородная' из Кишинева	—41	—44	
	Экспозиция 24 часа		
'Таежная'	+3	—14	44
'Карельская'	—3.5	—23	—43
'Лия плодородная' из Ленинграда	+1	—34	—39
'Лия плодородная' из Кишинева	—3	—39	—24

лась. Возможно, это объясняется тем, что при 24-часовой экспозиции успевала восстановиться нормальная деятельность листьев и вследствие этого вредного последействия пониженной температуры уже не наблюдалось.

Опыт II (2—3 VII 1964)

Листья выдерживались при температуре 0° в течение 1.5 часов. Во время проведения опыта (экспозиция после действия низкой температуры) был ясный безоблачный день, температура воздуха колебалась около 20—23°. По сравнению с первым опытом интенсивность включения C^{14} в РНК была более значительной (см. рисунок). Сказались, вероятно, условия освещения. Известно, что свет положительно влияет на образование нуклеиновых кислот (Конарев, 1959; Самохвалов, 1963; Семененко, 1964), так как в процессе фотосинтеза возникают их предшественники. Наибольший прирост активности РНК в этом опыте наблюдался у «Лии плодородной' кишиневского происхождения, несколько меньше у 'Лии плодородной' из Ленинграда. Затем следовал сорт 'Карельская' и, наконец, 'Таежная'. Для последней — оптимальной, вероятно, является более низкая температура. Об этом свидетельствуют, в частности, данные по фотосинтезу, водному обмену и другим процессам (Коновалов, 1963). Действие пониженной температуры носило тот же характер, что и в предыдущем опыте (см. таблицу). Сильнее всего снижалась активность включения C^{14} в РНК у 'Лии плодородной' из Кишинева (44%), слабее всего у 'Таежной' (18%).

Однако в отличие от первого опыта воздействие пониженной температуры оказалось более сильным, в результате чего при 24-часовой экспозиции различия между контрольным и опытным вариантами были такими же, как и при 12-часовой экспозиции.

Опыт III (15—16 VII 1964)

Листья выдерживались при температуре 0° (+1°) в течение 1.5 часов. Во время опыта было безоблачно, температура воздуха равнялась 25—27°. Количество введенного меченного углерода было в два раза больше, чем в предыдущих опытах. Это способствовало очень активному включению C^{14} в РНК. И в этом опыте ведущее место занимал более теплолюбивый сорт 'Лия плодородная' из Кишинева (см. рисунок). Что касается последействия пониженной температуры, то в данном случае наблюдалась несколько иная картина: у всех растений снижалось включение C^{14} в РНК, но соотношение между сортами носило другой характер. Менее всего страдала в данном случае 'Лия плодородная' кишиневского происхождения, наиболее сильно угнеталась смородина 'Таежная'. В течение нескольких дней, предшествовавших опыту, и в день опыта температура воздуха была наиболее высокой за все лето (максимальная 26—28°, минимальная 20—21°). Возможно, это могло вызвать некоторые отклонения от нормального хода физиолого-биохимических процессов, причем у растений северного происхождения в большей степени, что в дальнейшем сказалось в их реакции на пониженную температуру.

Опыт IV (18 IX 1964)

В этом опыте листья выдерживались при температуре —2.5° в течение 1.5 часов. Последующая экспозиция на свету длилась 24 часа при температуре воздуха 7—12°.

В данном опыте включения C^{14} в РНК не наблюдалось, что объясняется, по всей вероятности, тем, что в это время (конец вегетации) листья были старые и малоактивны.

Итак, в условиях слабой освещенности и при более низкой температуре наибольшей активностью включения C^{14} в РНК обладают растения северного происхождения (сорт 'Таежная'). При повышенной температуре, на ярком свету наиболее активны листья теплолюбивого сорта 'Лия плодородная' из Кишинева. Последействие пониженной температуры проявляется в снижении активности включения C^{14} в РНК. Оно сла-

бее всего сказывается на растениях более зимостойких (сорт 'Таежная' и наиболее сильно — на растениях южного происхождения ('Лия плодородная' из Кишинева).

Характер реакции растений в отношении синтеза РНК на действие пониженной температуры может в некоторой мере служить показателем их стойкости к неблагоприятным условиям существования.

Литература

Биглов Т. Т., М. М. Щептева. (1964). Изменение содержания нуклеиновых кислот и других фосфорных соединений озимых растений в процессе закаливания их к низким температурам и в период зимовки. В сб.: Биология нуклеинового обмена у растений. — Дроздов С. Н., Ю. Е. Новицкая, А. А. Комулайнен, З. Ф. Сычева, Г. А. Барская, Л. А. Перминова. (1964). Влияние заморозков на некоторые физиологические процессы яровой пшеницы. Тр. Карельск. ФАН СССР. Вопросы физиолог. и эколог. раст. в условиях Севера, 37. — Елсакова Т. Н., И. Ф. Чекмин. (1964). Влияние низкой температуры на ДНК зародышей семян ржи и пшеницы. В сб.: Биология нуклеинового обмена у растений. — Жолкевич В. Н. (1955). К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 9. — Заленский О. В., В. Л. Вознесенский, М. М. Пономарева, Т. П. Штанько. (1955). Влияние температуры на метаболизм углерода C^{14}, поглощенного в процессе фотосинтеза. Бот. журн., 3. — Конарев В. Г. (1959). Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. — Коновалов И. Н. (1963). Физиология интродуцируемых растений. — Коновалов И. Н., В. С. Сааков. (1965). Влияние последействия температур на световую реакцию каротиноидов у смородины. II Уральск. совещ. по эколог. и физиолог. древесн. раст (рефераты докладов и сообщений). — Петровская Т. П. (1955). Состояние покоя цветочных почек древесно-кустарниковых растений. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 9. — Самохвалов Г. К. (1963). Свет и растения. — Семененко Г. И. (1964). К биохимии обмена нуклеиновых кислот у высших растений. — Семененко Г. И., Л. А. Красильникова. (1962). Включение P^{32} в нуклеиновые кислоты и другие фосфорсодержащие фракции озимой пшеницы в осенне-зимний период. 2-я научн. конф. по нукл. кислотам раст. (рефераты докладов). — Семихатова О. А. (1960). Последействие температуры на фотосинтез. Бот. журн., 10. — Семихатова О. А., В. С. Сааков, Г. И. Горбачева. (1962). Изучение последействия температуры на интенсивность и динамику фотосинтеза. Тр. БИН'а, сер. 4, 15. — Сисакян Н. М., Т. В. Верховцева. (1948). Последействие различных температур на адсорбцию инвертазы тканями высших растений. ДАН СССР, 59, 1. — Филиппова Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. — Цельникер Ю. Л. (1950). К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев. Бот. журн., 5. — Цельникер Ю. Л. (1962а). Обмен нуклеиновых кислот в точках роста побегов у деревьев. 2-я научн. конф. по нукл. кислотам раст. (рефераты докладов). — Цельникер Ю. Л. (1962б). Влияние ночных температур на рост и накопление нуклеиновых кислот в распускающихся почках бузины и липы. В сб.: Физиология древесных растений. — Чекмин И. Ф., Т. Т. Биглов, Р. Р. Ахметов, Т. Н. Елсакова, В. Г. Конарев. (1964). Влияние низкой температуры на рибонуклеиновую кислоту зародышей семян ржи и пшеницы. В сб.: Биология нуклеинового обмена у растений. — Markham R., J. D. Smith. (1952). The structure of ribonucleic acids. I. Cyclic nucleotides produced by ribonuclease and by alkaline hydrolysis. Biochem. Journ., 52, 4. — Schmidt G., S. Thannhauser. (1945). A method for the determination of desoxyribonucleic acid, ribonucleic acid and phosphoproteins in animal tissues. Journ. Biol. Chem., 161, 1. — Smillie R. M., G. Krotkov. (1960). The estimation of nucleic acids in some algae and higher plants. Canad. Journ. Bot., 38, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 III 1966).

УДК 581.524.4 : 54—43 : 552 : 581.526.426

Д. Н. Сабуров

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАК ИНДИКАТОР МОРЕННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РАЗЛИЧНОГО ЛИТОЛОГИЧЕСКОГО СОСТАВА В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

С 3 таблицами рисунков

D. N. SABUROV. VEGETATION AS AN INDICATOR OF LITHOLOGICAL COMPOSITION OF MORAINE DEPOSITS UNDER THE CONDITIONS OF NOTHERN TAIGA ZONE

Районы распространения моренных суглинков Валдайского оледенения охватывают бóльшую часть площади Пинежского района Архангельской области, занимая западную часть Беломоро-Кулойского плато и левобережье р. Пинеги. Рельеф районов распространения моренных суглинков представляет собой слабо волнистую равнину, сформировавшуюся в процессе аккумуляции эрратического материала, а также ледниковой переработки подстилающих морену горных пород.

Благодаря общности древних и современных геоморфологических процессов всем районам ледниковых суглинков свойственны многие черты сходства. Однако наряду с общими чертами имеется ряд специфических отличий, присущих каждому району. Отличия обусловлены тем, что генетически однородная поверхность ледниковой равнины при общей относительно небольшой мощности ледниковых отложений (до 15 м), сформированных в значительной мере за счет ледниковой переработки нижележащих горных пород (местная морена), возникла на разнородных доледниковых поверхностях. Так, на северо-западе Пинежского района в доледниковое время существовало расчлененное плато, сложенное доломитами и гипсами; на востоке района — денудационная равнина на пермских мергелях и доломитах. Значительное влияние на структуру моренной равнины оказала также погребенная под слоем моренных отложений поверхность морской аккумуляции, образовавшаяся на территории Пинежско-Мезенской равнины при Бореальной трансгрессии Московско-Валдайского межледниковья (Девятова, 1965).

В связи с вышесказанным, нами выделено три района моренных суглинков: 1) район бескарбонатных суглинков, подстилаемых морскими отложениями Бореальной трансгрессии, расположенный на левобережье Пинеги; характерные черты района — сильная заболоченность, преобладание олиготрофных верховых болот и общий олиготрофный облик растительности; 2) район опесчаненных суглинков, подстилаемых мергелеями, алевролитами и песчаниками нижней Перми, расположенный в восточной части Пинежского района; характерные черты — несколько бóльшая, чем в других районах моренных суглинков, расчлененность рельефа, повышенное участие биогеоценозов мезотрофного характера, наличие сосновых насаждений и постоянное присутствие сосны в древостоях лесных биогеоценозов; 3) район карбонатных суглинков, подстилаемых пермскими и карбоновыми известняками и доломитами, расположенный в западной части Беломорско-Кулойского плато; характерные черты — преобладание на заболоченных участках эвтрофных болот и заболоченных лесов, сравнительно эвтрофный облик лесных биогеоценозов, примесь лиственницы в составе древостоев.

Закономерности пространственного размещения, структуры и динамики биогеоценозов в районах моренных суглинков показаны в аналитических таблицах (табл. 1, 2, 3).

Рассмотрим первоначально общие черты районов моренных суглинков.

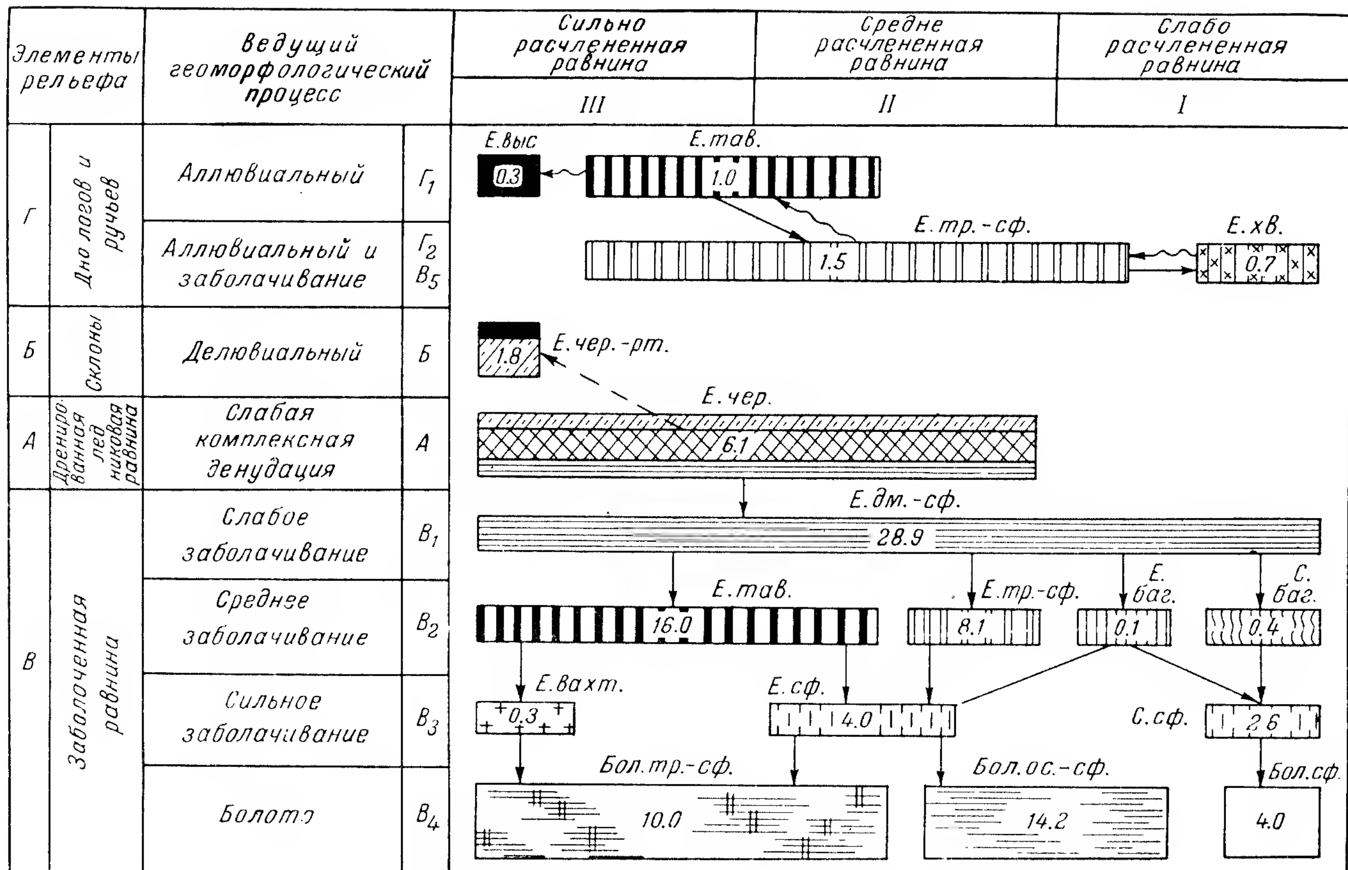
Общие черты распределения и структуры биогеоценозов районов распространения моренных суглинков

На плоской слабоволнистой поверхности моренных равнин в настоящее время идут два противоположных геоморфологических процесса: а) расчленение равнины, выражающееся в аллювиальной разработке гидрографической сети логов, ручьев и рек (табл. 1, 2, 3, ряд *Г* — аллювиальный) и в делювиальных процессах на склонах (табл. 1, 2, 3, ряд *Б* — делювиальный); эти процессы ведут к формированию дренированной расчлененной поверхности за счет переработки ледниковой равнины; б) болотообразовательный процесс, ведущий к формированию болотных поверхностей органогенной аккумуляции торфа (табл. 1, 2, 3, ряд *В* — заболачивание). Этот процесс приводит к консервированию поверхности ледникового выравнивания под слоем торфа и замедляет расчленение ледниковой равнины. Сопоставление аналитических таблиц 1, 2, 3 показывает, что в разных районах сходное распределение биогеоценозов в первую очередь определяется степенью расчлененности рельефа. Так, на водоразделах при слабо расчлененном рельефе (табл. 1, 2, 3 — *I*) преобладают заболоченные биогеоценозы. До 80% площади занято обширными верховыми болотами. На грядах среди болот развиваются ельники долгомошно-сфагновые. На средне заболоченных участках преобладают сосняки багульниковые, на сильно заболоченных участках — сосняки сфагновые. В верховьях логов с крайне слабым эррозионным врезом встречаются ель-

Таблица 1

Распределение по площади и динамика биогеоценозов в районе распространения бескарбонатных моренных суглинков, подстилаемых морскими отложениями плейстоцена.

Лесные биогеоценозы формации ельников: *1* — ельники чернично-разнотравные, *2* — ельники чернично-брусничные, *3* — ельники черничные, *4* — ельники долгомошно-сфагновые, *5* — ельники высокотравные, *6* — ельники таволговые, *7* — ельники травяно-сфагновые, *8* — ельники вахтовые, *9* — ельники хвощево-сфагновые, *10* — ельники осоково-сфагновые, *11* — ельники багульниковые, *12* — ельники сфагновые; лесные биогеоценозы формации сосняков: *13* — сосняки черничники, *14* — сосняки долгомошно-сфагновые, *15* — сосняки багульниковые, *16* — сосняки сфагновые; биогеоценозы болот: *17* — болота низинные травяно-сфагновые, *18* — болота переходные осоково-сфагновые, *19* — болота верховые сфагновые; направления смен биогеоценозов: *20* — под влиянием аллювиального процесса, *21* — под влиянием делювиального процесса, *22* — под влиянием процесса заболачивания, *цифры* — площадь биогеоценоза в процентах от общей площади ландшафта.



Условные обозначения к табл. I—III см. при таблице III.

Таблица II

Распределение по площади и динамика биогеоценозов в районе распространения опесчаненных моренных суглинков, подстилаемых пермскими алевролитами.

Условные обозначения те же что на табл. 1.

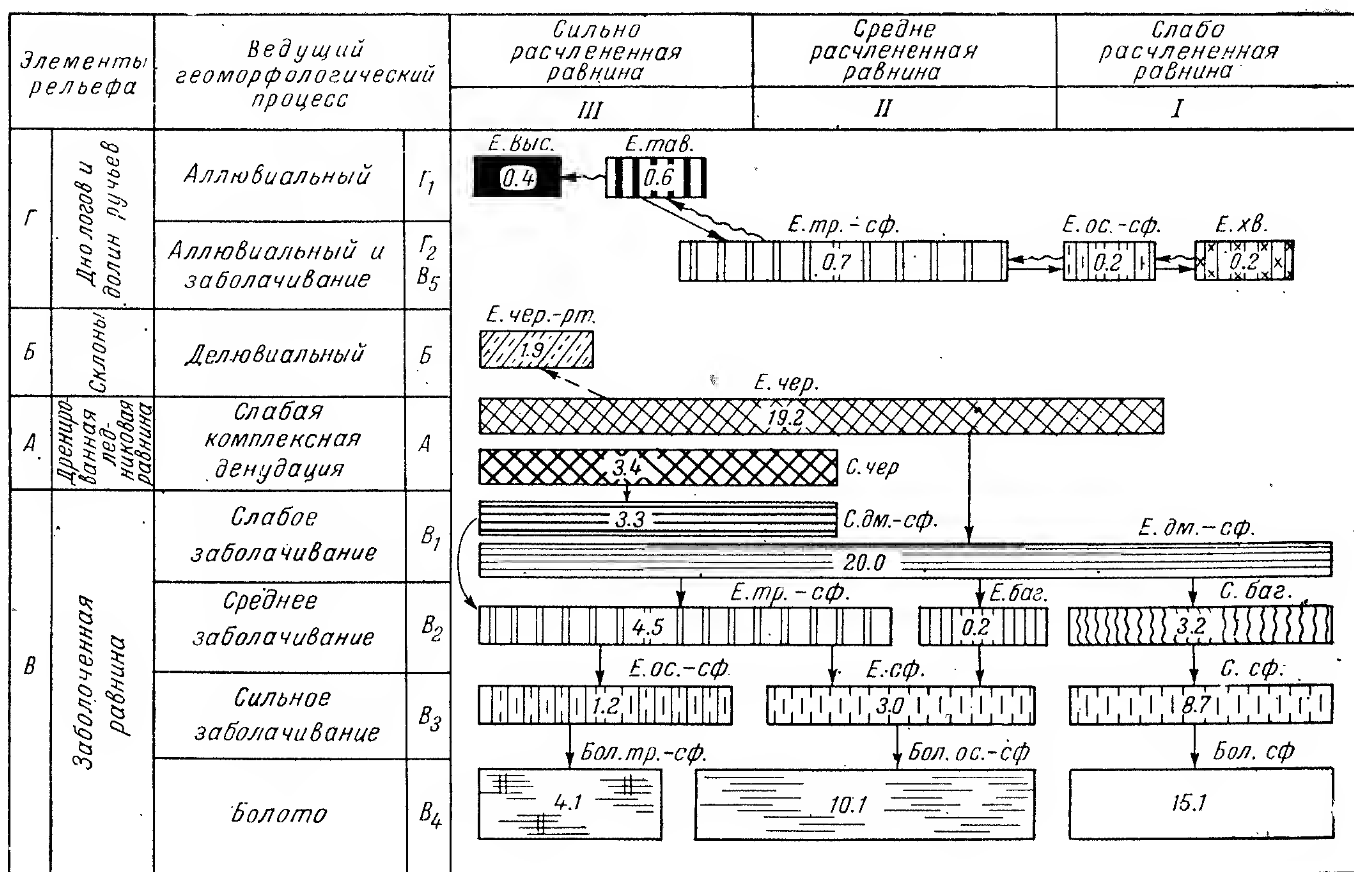


Таблица 3

Распределение по площади и динамика биогеоценозов в районе распространения карбонатных моренных суглинков, подстилаемых известняками.

Условные обозначения те же, что на табл. 1.

Элементы рельефа		Ведущий геоморфологический процесс		Сильно расчлененная равнина III	Средне расчлененная равнина II	Слабо расчлененная равнина I
Г	Дно логов и ручьев	Аллювиальный	$Г_1$	Е.тав 0.3		
		Аллювиальный и заболачивание	$Г_2$ $В_5$	Е.тр.-сф. 0.5	Е.ос.-сф. 0.4	Е.хв. 0.3
Б	Склоны	Делювиальный	Б	Е.чер.-бр. 0.8		
А	Дренированная плакорная равнина	Слабая комплексная денудация	А	Е.чер. 6.0		
В	Заболоченная равнина	Слабое заболачивание	$В_1$	Е.дм.-сф. 31.1		
		Среднее заболачивание	$В_2$	Е.тр.-сф. 2.1	Е.баг. 0.9	С.баг. 1.2
		Сильное заболачивание	$В_3$	Е.ос.-сф. 0.6	Е.сф. 5.6	С.сф. 6.8
		Болото	$В_4$	Бол. тр.-сф. 0.4	Бол. ос.-сф. 9.4	Бол. сф. 33.6

ники хвощево-сфагновые, реже — осоково-сфагновые. Биогеоценозы имеют олиготрофный характер.

При средне расчлененном рельефе (табл. 1, 2, 3 — *II*) верховые болота водоразделов уступают место переходным осоково-сфагновым болотам. На узких вершинах и по склонам гряд встречаются ельники черничники V бонитета, на пологих склонах гряд и слабо дренированных плоских участках (ряд *В*; табл. 1, 2, 3) — ельники долгомошно-сфагновые. На среднезаболоченных местоположениях (ряд $В_2$, табл. 1, 2, 3) развиваются ельники багульниковые, на сильно заторфованных — ельники сфагновые (ряд $В_3$, табл. 1, 2, 3)

В средней части логов, имеющих незначительный врез, преобладают ельники осоково- и травяно-сфагновые (ряды $Г_1$, $Г_2$, $В_5$). В результате улучшенного дренажа и сноса элементов минерального питания с водоразделов растительность приобретает мезотрофный характер.

Наконец, при относительно расчлененном рельефе на участках сильно расчлененной равнины, примыкающим к долинам рек (табл. 1, 2, 3 — *III*), болота в основном низинного типа. На среднезаболоченных участках (ряд $В_3$) преобладают ельники травяно-сфагновые и таволговые, на сильно заболоченных участках (ряд $В_4$) — ельники осоково-сфагновые и вахтовые. На грядах встречаются в основном ельники-черничники (ряд *А*), на плоских участках равнины — ельники долгомошно-сфагновые (ряд $В_1$). На относительно крутых склонах долин (ряд *Б*) расположены небольшие участки ельников чернично-разнотравных и чернично-брусничных. В относительно глубоко врезанных логах и долинах ручьев (ряды $Г_1$, $Г_2$, $В_5$) развиваются ельники травяно-сфагновые, таволговые и высокотравные. Класс бонитета древостоев от V—Va на водоразделах и V на средне расчлененном рельефе, повышается до V—IV на расчлененном рельефе. В том же направлении увеличивается запас древесины на гектар.

Степень расчлененности рельефа сказывается также и на флористическом составе лесных фитоценозов. На водоразделах преобладают болотные виды растений: *Ledum palustre*, *Betula nana*, *Sphagnum magellanicum*, *Hamaedaphne calyculata* и др.

Число видов в лесных фитоценозах 16—28. Число видов растений в лесных фитоценозах на водоразделах 12—20. При средне расчлененном рельефе преобладают виды нижних ярусов заболоченной тайги: *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex globularis* и др. При сильно расчлененном рельефе господствуют таежные виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Deschampsia flexuosa*, *Linnaea borealis* и др., а также появляется незначительная примесь таежного мелкотравья: *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*. *Geranium silvaticum* и др. Число видов в лесных фитоценозах в сильно расчлененном рельефе — 26—32.

Как видно из вышеуказанного, усиление процессов эрозии и денудации, ведущих к расчленению рельефа, сказывается в повышении производительности лесных биогеоценозов и в обогащении их видового состава.

В зависимости от различий литологического состава отложений местной морены, сформированных на разных подстилающих горных породах, наблюдаются некоторые отличия в структуре растительности и в направлении смен биогеоценозов, обусловленном современными геоморфологическими процессами.

Район распространения бескарбонатных суглинков, подстилаемых песчано-глинистыми отложениями Бореальной трансгрессии

На дренированных участках равнины в этом районе развиваются ельники черничники (табл. 1, ряд *А*) V класса бонитета из ели с примесью березы. Видовой состав растений нижних ярусов относительно беден 6—10 видов высших растений и 4—5 видов мхов. К преобладающим видам дренированных лесов *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis* и другим примешиваются виды заболоченных лесов: *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Carex globularis*.

Некоторая обедненность флористического состава ельников черничников по сравнению с лесными группировками, развивающимися на других моренных отложениях на сходных элементах рельефа, объясняется, вероятно, несколько худшими условиями минерального питания на бескарбонатных суглинках.

Значительная выровненность рельефа, вызванная тем, что моренные отложения в данном районе накладывались на плоскую поверхность морской аккумуляции, а также плохая водопроницаемость бескарбонатных суглинков, обусловили плохую дренированность территории и сильное развитие болотообразовательного процесса. Заболоченные биогеоценозы (ряды $В_2$, $В_3$, $В_4$ табл. 1) занимают ~60.6% общей площади района, а хорошо дренированные местообитания (ряды *А* и *Б* табл. 1) лишь 6.8% площади (см. табл. 1). В начальных стадиях болотообразования (ряд $В_1$) на слабодренированных участках равнины развиваются ельники долгомошно-сфагновые Va класса бонитета, на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах, занимающие 31.1% общей площади. При дальнейшем развитии болотообразовательного процесса (ряды $В_2$, $В_3$, $В_4$) развитие биогеоценозов на участках ландшафта с различной расчлененностью происходит тремя параллельными рядами — олиготрофным, мезотрофным и эвтрофным. Олиготрофный ряд заболачивания (ельники долгомошно-сфагновые → сосняки багульниковые → верховые сфагновые болота) в данном ландшафте наиболее выражен, занимая 60% заболоченной площади и 40.6% общей площади района. Верховые болота и сосняки сфагновые занимают большую часть площади водоразделов, встречаясь

также на участках со средне расчлененным рельефом. Мезотрофный ряд (ельники багульниковые → ельники сфагновые → мезотрофные осоково-сфагновые болота) занимают средне и сильно расчлененные части ледниковой равнины, составляя 15.9% общей площади района. Эвтрофный ряд (ельники травяно-сфагновые → ельники осоково-сфагновые → травяно-сфагновые болота) возникает только в наиболее расчлененной части равнины, занимая всего лишь 3.1% площади района.

В логах района бескарбонатных суглинков преобладают более олиготрофные лесные группировки, чем в районах распространения суглинков иного литологического состава (сравните ряды *Г* табл. 1, 2, 3). В верховьях логов развиваются ельники хвощево-сфагновые, в средней и нижней части логов — ельники осоково-сфагновые и травяно-сфагновые. Ельники таволговые встречаются небольшими участками лишь в самых низовьях логов.

Под влиянием делювиального процесса на склонах логов и речных долин на расчлененных участках моренной равнины развиваются ельники чернично-брусничные V бонитета. По сравнению с биогеоценозами, занимающими сходные местоположения в других районах моренных суглинков, ельники чернично-брусничные имеют более обедненный флористический состав. Виды таежного мелкотравья — кисличка, майник, седмичник и другие — встречаются лишь единично.

Район распространения опесчаненных суглинков, перекрывающих пермские алевролиты, мергеля, песчаники

На территории данного района относительно маломощный слой моренных отложений наложился на поверхность доледниковой денудационной равнины с разработанной овражно-балочной сетью. Это обусловило некоторое увеличение расчлененности рельефа и несколько улучшило условия дренированности по сравнению с другими районами моренных отложений.

Пермские красноцветы содержат много песчаного материала. Поэтому отложения местной морены данного района обладают сравнительно легким механическим составом. Здесь преобладают легкие суглинки и супеси, что также способствует лучшему дренажу. Дренированные лесные биогеоценозы в ландшафте опесчаненных суглинков (ряды *А* и *Б*, табл. 2) занимают 24.5% площади, в то время как на бескарбонатных суглинках дренированных биогеоценозов — 6.8% (табл. 1), а на карбонатных суглинках — 7.9% (табл. 3).

Улучшенный дренаж опесчаненных грунтов обусловливает также постоянное участие сосны в древостоях большинства типов леса. На дренированных участках ледниковой равнины наряду с ельниками черничниками встречаются сосняки черничники. На слабо дренированных участках сосна также порой преобладает над елью в составе древостоя и здесь формируются смешанные сосново-еловые долгомошно-сфагновые типы леса.

Флористический состав биогеоценозов района развития опесчаненных суглинков имеет несколько более мезотрофный характер, чем на бескарбонатных суглинках. В ельниках чернично-разнотравных, приуроченных к склонам долин, значительна примесь таежного мелкотравья — майника, седмичника, кислички, лесной герани и др. В ельниках черничных в микропонижениях рельефа встречаются фрагменты ельников чернично-разнотравных. Кроме того, в ельниках и в особенности в сосняках черничных на хорошо дренированных местообитаниях встречаются боровые виды — *Calluna vulgaris*, *Antennaria dioica*, *Lycopodium anceps*, *Cladonia sylvatica*. *C. rangiferina* и др.

Вследствие несколько лучшего дренажа заболоченность в районе опесчаненных суглинков в 1.5 раза меньше, чем на карбонатных и бескарбонатных суглинках.

Среди заболоченных биогеоценозов повышается по сравнению с районом бескарбонатных суглинков доля биогеоценозов мезотрофного и эвтрофного ряда. Наблюдается довольно четкая приуроченность олиготрофных заболоченных фитоценозов к водоразделам (табл. 2, *I*), мезотрофных — к средне расчлененным участкам равнины (табл. 2, *II*), эвтрофных — к сильно расчлененным (табл. 2, графа *III*). Участие сосняков довольно значительно и в заболоченных лесных группировках. В данном районе сосняки багульниковые и сфагновые занимают 11.9% площади, в то время как на бескарбонатной морене сосняков 8%, а на карбонатной морене 3%.

В логах верховья заняты ельниками хвощево-сфагновыми и осоково-сфагновыми, средняя часть — ельниками травяно-сфагновыми, в низовьях логов встречаются ельники таволговые и высокотравные.

Район распространения моренных суглинков, перекрывающих пермские и карбоновые известняки и доломиты

Район занимает глубинные части Беломорско-Кулойского плато с абсолютными отметками от 120 до 140 м над ур. м. Мощность плаща ледниковых отложений сравнительно невелика — 5—10 м. Морена типично местного характера. Ее литологический состав в весьма значительной мере обусловлен подстилающими породами. При ледниковой переработке известняков и доломитов образовались карбонатные средние и тяжелые суглинки. Карбонатность суглинков обусловила несколько повышенное богатство почвы элементами минерального питания.

В древостоях незаболоченных и слабозаболоченных типов леса постоянна примесь лиственницы, в условиях северо-запада Архангельской области проявляющей довольно четкую приуроченность к карбонатным породам.

Древесный ярус типов леса, приуроченных к дренированным местообитаниям, отличается несколько большей высотой (на 2—4 м) и сомкнутостью (на 10—20%) по сравнению с районами распространения бескарбонатных суглинков и опесчаненных суглинков.

Для незаболоченных местообитаний характерна комплексность состава нижних ярусов растительности и почв.

Даже незначительные, в несколько сантиметров, микропонижения вносят изменения в строение почвенного профиля, в состав флоры и структуру нижних ярусов, хотя древесный ярус в пределах точности, с которой велись маршрутные исследования, не изменяется.

Вероятно, комплексность почв и нижних ярусов растительности связана с тем, что почвенные воды относительно богаты элементами минерального питания, и растительность довольно четко реагирует на перераспределение минеральных веществ горизонтальным стоком. Так, в проточных микропонижениях к фону нижних ярусов, характерных для ельников зеленомошной группы, в значительном количестве примешивается таежное мелкотравье: *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris linnaeana* и др. В почвенном профиле появляется торфянисто-перегнойный горизонт $A_т$, а в нижних слоях горизонта B_{gl} — признаки оглеения.

Бессточные понижения даже незначительного размера, в несколько квадратных метров, отличаются преобладанием видов заболоченной тайги (голубика, шикша, багульник, осока шаровидная, кукушкин лен, сфагны и др.) и наличием в почве признаков оторфовывания и оглеения.

Следует отметить, что в районе распространения бескарбонатных суглинков комплексность почв и нижних ярусов растительности выражена гораздо меньше. В аналогичных микропонижениях наблюдаются лишь незначительные изменения в структуре травяно-кустарничкового и мохового ярусов и в мощности почвенных горизонтов. По-видимому, при относительной бедности почвенных вод элементами минерального питания увеличение их концентрации в западинах в результате горизонтального стока недостаточно для того, чтобы вызвать заметные изменения во флористическом составе нижних ярусов растительности и в строении почвенного профиля. Здесь растительность слабее реагирует на изменение рельефа.

Среди заболоченных биогеоценозов района карбонатных суглинков преобладают фитоценозы эвтрофного ряда. Вместе с тем удельный вес открытых болот здесь несколько понижен. Значительную часть заболоченной площади занимают ельники таволговые, травяно-сфагновые и хвощево-сфагновые. Это объясняется жесткостью болотных вод, обогащенных карбонатным материалом.

Участки олиготрофных болот и олиготрофных заболоченных лесов (сосняки и ельники сфагновые и багульниковые) встречаются в основном на водоразделах.

Мезотрофные заболоченные биогеоценозы приурочены к слабо и средне расчлененной части равнины. Эвтрофные растительные группировки лесов и болот занимают не только сильно расчлененную часть равнины, но и распространяются на средне расчлененном рельефе.

В логах мезотрофные ельники хвощево-сфагновые встречаются в основном только в самих верховьях логов. Ниже по течению, в средней части логов, они довольно быстро сменяются эвтрофными ельниками травяно-сфагновыми и таволговыми, а в низовьях логов ельниками разнотравными.

Индикация горных пород по растительности

Аналитические таблицы 1, 2, и 3 могут быть применены в качестве индикационных таблиц при индикации горных пород по лесной и болотной растительности. Причем возможна индикация не только поверхностных моренных отложений, но и горных пород, подстилающих отложения местной морены на глубине до 10 м.

Индикация горных пород, подстилающих отложения местной морены, по распределению биогеоценозов на сходных формах рельефа генетически однородной поверхности ледникового выравнивания является наиболее достоверной (Лукичева 1964, и др.). Так, на слабо и средне расчлененной ледниковой равнине подстилающие морену морские отложения будут индицироваться по преобладанию верховых болот (до 70—80% площади), чередующихся с ельниками долгомошно-сфагновыми на гривах и сосняками сфагновыми на сильно заболоченных участках. При сходном рельефе на морене, подстилаемой карбонатными горными породами, болота в значительной мере будут замещены заболоченными ельниками травяно-сфагновыми и таволговыми. На гривах наряду с ельниками долгомошно-сфагновыми будут встречаться ельники черничники (сравните табл. 1 и 3).

Важным индикационным признаком является и распределение растительности в логах. На морене, подстилаемой морскими отложениями, в логах господствуют ельники осоково-сфагновые и травяно-сфагновые. Таволговые ельники встречаются небольшими участками лишь в нижней части логов.

На морене, подстилаемой красноцветами, в логах преобладают ельники травяно-сфагновые. Ельники осоково-сфагновые сдвигаются к верхней части логов. К низовьям логов приурочены ельники таволговые и в меньшей мере ельники высокотрав-

ные. На ледниковых суглинках, подстилаемых карбонатными породами, ельники таволговые встречаются в сочетании с ельниками травяно-сфагновыми уже в другой части логов, причем травяно-сфагновые ельники идут до верховьев логов.

Следует отметить, что по растительности логов четко индицируется относительно неглубокое залегание под плащем морены карбонатных пород в том случае, когда в лога происходит разгрузка минерализованных грунтовых вод дочетвертичных отложений. При этом в логах развиваются более богатые группировки лесной растительности, чем это характерно для района в целом (например, в средней части логов ельники травяно-сфагновые заменяются ельниками высокотравными).

Как видно из сравнения таблиц 1, 2 и 3, возможна также индикация по отдельным лесным биогеоценозам. Так, местная морена, подстилаемая красноцветами, индицируется по тому, что на незаболоченных местоположениях (табл. 2, ряды *А* и *В*) на равнине наряду с ельниками черничниками и долгомошно-сфагновыми встречаются сосняки черничные и долгомошно-сфагновые. Суглинки, подстилаемые карбонатными породами, индицируются по ельникам вахтовым, встречающихся на заболоченных местообитаниях с проточным увлажнением в расчлененной части равнины (табл. 3, ряд B_3).

Важным индикационным признаком является комплексность лесных биогеоценозов. Например, в дренированных местоположениях на моренной равнине, подстилаемой известняками и доломитами, ельники черничники комплексируются с участками и фрагментами ельников разнотравно-черничных и долгомошно-сфагновых, приуроченных к микропонижениям рельефа (табл. 3, ряд *А*). В аналогичных местообитаниях других ландшафтов комплексность не выражена или выражена слабо.

Наконец, возможна индикация по особенностям структуры, строения и видового состава отдельных биогеоценозов. Так, на морене, подстилаемой морскими песками и глинами, древостои ельников черничников состоят только из ели с примесью березы. На суглинках, подстилаемых карбонатными горными породами, в ельниках черничниках постоянна примесь лиственницы, а на морене, подстилаемой красноцветами, в древостое значительно участие сосны.

На карбонатных суглинках в составе нижних ярусов ельников черничных и чернично-разнотравных значительно участие видов таежного мелкотравья и разнотравья, на опесчаненных суглинках этих видов меньше, а в сходных местообитаниях на бескарбонатных суглинках виды таежного разнотравья встречаются лишь единично. В целом следует отметить, что изменение литологического состава почвообразующих пород оказывает наибольшее влияние на состав и структуру фитоценозов дренированных местообитаний. На заболоченных участках влияние подстилающей породы экранируется торфянистым горизонтом почвы, а в логах сглаживается относительно интенсивным процессом аллювиальной аккумуляции и переработки (Лукичева, 1964).

Следует подчеркнуть, что индикация по комплексам фитоценозов, по отдельным фитоценозам и по особенностям структуры и состава фитоценозов в условиях северной тайги на равнинах европейской части СССР достоверна лишь в относительно узких пределах данного района или даже в пределах определенной группы ландшафтов.

Все эти признаки должны в основном дополнять и уточнять наиболее важный индикационный признак — распределение биогеоценозов на генетически однородных поверхностях рельефа. Дело в том, что аналогичные лесные фитоценозы в пределах Пинежского района могут встречаться на различных горных породах в различных условиях рельефа. Например, ельники черничники с фрагментами ельников разнотравных встречаются на склонах долин на карбонатных суглинках, на слабо закарстованной равнине на гипсах, на склонах долин и водораздельных возвышенностей на алевролитах и мергелях.

Отдельные свойства лесных биогеоценозов (состав, структура) менее четко проявляют приуроченность к определенной подстилающей горной породе. Но распределение биогеоценозов на генетически однородных поверхностях рельефа является характерным для каждой выходящей на дневную поверхность геологической фации.

Литература

Девятова Э. Н. (1965). Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода в бассейне Мезени. Изв. АН СССР, сер. геогр., 5. — Лукичева А. Н. (1964). Растительный покров южной тайги Средней Сибири как индикатор геологического строения. Сибирск. геогр. сборн., 3.

(Получено 11 VII 1965).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

УДК 627.15 : 581.526.42 : 581.526.427 (282.2) (471.52)

Н. Г. Ишбулатова

ПРИРУСЛОВЫЕ ЛЕСА И КУСТАРНИКИ ПОЙМЫ р. БЕЛОЙ

С 1 рисунком

N. G. ISHBULATOVA. BY-RIVERBED WOODS AND SCRUBS IN THE FLOOD-PLAIN OF THE RIVER BELAYA

Древесно-кустарниковая растительность деятельно-аллювиальных элементов поймы играет важнейшую роль в жизни реки и поймы. Это своего рода «зеленый фильтр», предотвращающий смыв в русло продуктов эрозии и аллювиальных наносов, а также предохраняющий молодые почвенные образования от эрозии и способствующий аккумуляции здесь продуктов твердого стока и элементов питания растений.

Поэтому понятен интерес, проявляемый геоботаниками к изучению прирусловых деревьев и кустарников, о чем свидетельствует большое число работ (Фурсаев, Беляков, 1933; Шингарева-Попова, 1935; Морозов, 1936; Лесков, 1940; Годнев, 1949; Червяков, 1949; Денисов, 1950, 1963; Карелин, Гуляев, 1950; Крюгер, 1954; Shelford, 1954; Марков, Фирсова, 1955; Лосицкий, 1955; Дубянский, 1955; Нечаев, 1956; Bliss a. Cantlon, 1957; Simon, 1957, 1960; Karpati J. u. V., 1961; Karpati, Toth, 1961—1962; Donita, Dihoru, 1961; Харитонов, 1963, и др.).

Прирусловые леса р. Белой почти не описаны в литературе. Подавляющая часть опубликованных работ о пойме этой реки посвящена лугам. Лишь краткие сведения о пойменной древесной и кустарниковой растительности Бирского района можно почерпнуть из работ А. К. Носкова (1912), А. Ф. Цыганенко и М. Г. Жежель (1951); самые общие данные о пойменных лесах приводятся у Р. А. Еленевского (1928) и И. В. Новопокровского (1931). В работе Б. М. Миркина (1964) имеется схема смен развития пойменной древесной растительности, разработанная только в самом общем виде. Сведения о районировании лесов (в том числе и пойменных) содержатся в работе С. Е. Кучеровской-Рожанец (1941). Этими работами исчерпываются данные о пойменных лесах р. Белой.

В настоящей статье делается попытка обобщить имеющиеся сведения на основе материала автора, собранного летом 1963 и 1964 гг.

Разнообразие типов лесных и кустарниковых фитоценозов в области деятельной поймы определяется рядом экологических факторов зонального (климат) и азонального характера (аллювиальность, поемность, уровень грунтовых вод). Пойму р. Белой отличает огромное разнообразие этих факторов.

Длина реки свыше 1400 км, причем на протяжении 900 км она имеет постоянную пойму, которая неоднородна в геолого-геоморфологическом отношении и может быть разделена на ряд генетических типов, каждый из которых характеризуется определенным соотношением процессов эрозии и аккумуляции аллювия, своим паводковым режимом.

До выхода из каньона Уральских гор у дер. Сыртланово пойма реки может быть отнесена к неразвитым (классификация пойм принимается нами в понимании Еленевского, 1936). Ниже этой точки она имеет сегментно-гривистый тип; можно наметить три разновидности: 1) молодая — четко выражено лишь прирусловье и первая ступень центральной поймы (Сыртланово-Салават); 2) развитая — характеризуется наличием прирусловья и обеих ступеней центральной поймы (Салават—Бирск); 3) затухающая (ниже Бирска) — прирусловье почти отсутствует, первая ступень центральной поймы представлена узкой полосой в 200—400 м, основная часть поймы — вторая ступень; русло почти фиксировано в берегах; начинают проявляться процессы фуркации (островообразования).

Это геолого-геоморфологическое разнообразие дополняется неоднородностью климата окружающих пойму пространств. Вследствие своего меридионального направления река протекает через три природных зоны: степную, лесостепную и лесную.

А. Я. Бронзовым (1929) четко были сформулированы закономерности развития поймы и ее растительности: роль зональных (климатических) факторов убывает с возрастанием факторов поемности и аллювиальности, т. е. от верховьев реки к устью.

Прирусловые леса (сюда мы относим древесную и кустарниковую растительность гривистого прирусловья и первой ступени центральной поймы, т. е. наиболее деятельно-аллювиальных элементов первой речной террасы) находятся в наиболее азональной части поймы. Воздействие климата в этом случае особенно сильно преломляется поемностью и аллювиальностью. Огромное значение имеет гранулометрический состав аллювия, а его варьирование в реках горного происхождения особенно значительно.

Долина самого верхнего отрезка (Вост. Авзян—Сыртланово), сжатая с обеих сторон горами, имеет узкую неразвитую пойму. Для данного отрезка характерно чередование бурных перекатов, выложенных крупными обломками горных пород и галькой, с глубокими и спокойными плесами, берега которых сложены довольно тонким аллювием. Зачастую вся пойма представлена либо одним «прирусловьем», либо лишь центральной ее частью, а иногда трудно бывает отнести ее к той или иной зоне — настолько процессы развития поймы и, следовательно, растительности, стремительны. Более или менее «типичные» прирусловые участки с галечниковым, песчаным и супесчаным аллювием заняты аллювиофильными ивами (*Salix rossica*, *S. triandra*, *S. acutifolia*,

S. dasyclados), осокорем и ветлой, имеющей здесь по сравнению с другими отрезками поймы более широкое распространение. Для данного отрезка характерны группировки ольхи серой, не отмеченные нами в нижележащих частях поймы. Они приурочены к небольшим понижениям па границе «прирусловья» и «первой ступени центральной поймы». Все эти группировки представлены насаждениями 8—20 лет, тянущимися узкой (в 3—10 м) полосой вдоль русла.

Верхняя треть среднего течения (Бугульчан-Салават) характеризуется отложением в прирусловой части наиболее грубого материала — гальки и песка, который близко подстилает и молодую ступень центральной поймы; создаются местообитания различной степени дренированности. Прирусловая растительность этого отрезка наиболее разнообразна и представлена как наиболее типичными группировками прирусловья — аллювиофильными ивняками, осокорниками самой широкой экологической амплитуды, — так и зональными — мезофитными кустарниками (жимолость татарская, крушина слабительная) с единичными экземплярами кустарниковидных вязов и лип, зарослями степных кустарников (спирея городчатая, карагана кустарниковая, бобовник, вишня степная).

Отрезок Салават—Бирск характеризуется постепенным уменьшением разнообразия прирусловых лесов. Фациальный состав аллювия становится более сортированным и тонким: галька сменяется песком. Поэтому из подлеска осокорников и вязовников постепенно исчезают степные кустарники (на отрезке Салават—Стерлитамак), жимолость татарская; в массе появляется черемуха, более характерным становится участие ветлы, на более тяжелых аллювиях сменившей ушедший на острова осокорь. Для нижней половины этого отрезка характерны группировки дубняков, произрастающих на первой ступени центральной поймы.

Ниже города Бирска растительность отличается особым однообразием. Пойма характеризуется развитием лишь первой и второй ступеней, покрытых суглинистым аллювием, в силу чего процессы заболачивания становятся здесь обычным явлением. Прирусловая растительность представлена в основном заболоченными ивняками; на более высоких местообитаниях произрастает ветла. Рыхлый песчаный аллювий островов становится единственным убежищем осокоря и аллювиофильных ив.

При классификации прирусловых кустарников и лесов мы использовали возможность объединения растительности в таксономические ранги по общности живого напочвенного покрова. Эта возможность обусловлена тем, что травяной ярус более тонко и четко реагирует на динамику условий местообитания, чем древесный и кустарниковый с их широкой экологической амплитудой и достаточно мощным воздействием на окружающие условия. Травянистая растительность обладает невысокими средообразующими свойствами, поэтому она имеет сравнительно высокую скорость смен, четко отражая изменения условий среды, особенно в прирусловой части поймы с ее стремительными процессами формирования субстрата. Сказанное позволяет использовать травянистую растительность как индикатор напряженности факторов аллювиальности и увлажнения (а не поемности, так как увлажнение в конечном счете определяется гранулометрическим составом аллювия и поемностью).

Как уже отмечалось, травяной ярус значительно подвижнее древесно-кустарникового, что делает его смены в достаточной степени независимыми от вида древостоя. Этому способствует и создание древесными доминантами в ряде случаев сходных экологических условий для нижних ярусов (например, освещенность, увлажнение).

Таким образом, можно констатировать некоторую автономность травяного яруса, смены которого обусловлены главным образом динамикой режимов аллювиальности и увлажнения.

А. К. Каяндером (1926), С. Я. Соколовым (1938, 1962) и другими при построении классификационных систем применен метод выделения таксономических единиц на основе тождественности лишь нижних ярусов растительности, где главная роль принадлежит травяному ярусу.

Нами также использован этот принцип. Группы лесных фитоценозов со сходным травяным ярусом, индицирующие определенный режим аллювиальности и увлажнения, названы нами циклами.

Циклы — это закономерно формирующиеся и достаточно устойчивые группировки, благодаря чему и возможна их дифференциация. В то же время они настолько тесно связаны друг с другом, что образуют непрерывные ряды развития сообществ, где отсутствуют резкие границы и имеется масса переходов. Циклы следует рассматривать как определенные «отрезки» этих рядов.

Ниже приводится краткая характеристика циклов.

Нардосмиевый цикл. Встречается в верхнем течении р. Белой, где *Nardosmia laevigata* образует прибрежные заросли на крупном галечнике. Чаще всего произрастает в чистом виде, но изредка — под пологом прибрежной полосы аллювиофильных ив.

Подбеловый цикл. Заросли *Petasites spurius* характерны для среднего течения; здесь они растут на песчаных наносах вдоль берега, а также на мощном песчаном и галечниково-песчаном аллювии прирусловья. Подбел является одним из видов, создающих пионерные группировки, «готовящих почву», например для кострово-ежевичного цикла. Древесные и кустарниковые виды представлены аллювиофильными ивами и осокорем.

Гигрофильно-беспокровный цикл. Сюда относятся прибрежно-водные местообитания, а также узкая полоса вдоль берега с песчаными наносами, занятые лишь зарослями аллювиофильных ив. Травяной ярус отсутствует, и только иногда произрастают единичные экземпляры *Petasites spurius*, *Equisetum arvense*, *Ranunculus repens* и др.

Ксерофильно-беспокровный цикл. Участки крупногалечниковых пляжей, преимущественно хорошо дренированные, однако в пойме течения р. Белой вследствие низкого расположения поймы над уровнем реки иногда достаточно увлажненные. Характеризуется полным или почти полным отсутствием травяного яруса, представленного иногда единичными экземплярами *Medicago falcata*, *Festuca sulcata*, *Eryngium planum*, *Rubus caesius* и др. Деревья и кустарники состоят из всходов и поросли ив, осокоря.

Люцерново-типчаковый цикл. Сменяет предыдущий цикл; складывается по мере засыпания и цементирования галечника песчаными и супесчаными наносами. Виды, единично произрастающие в ксерофильно-беспокровном цикле, получают здесь большее развитие, хотя проективное покрытие травостоя еще низкое — 10—30%. В пойме среднего течения доминирует типчак, верхнего — люцерна. Деревья и кустарники как в предыдущем цикле.

Узколистномятликовый цикл. Формируется на песчаных и супесчаных гривистых участках прирусловой зоны, а также в небольших понижениях галечниковых пляжей, где откладывается более тонкий аллювий. Деревья и кустарники те же.

Кострово-ежевичный цикл. Один из наиболее обширных, охватывающий основную часть прирусловой зоны поймы. Приурочен к песчаным и супесчаным аллювиям различной мощности. Рельеф лугово-гривистый. Почвообразовательные процессы находятся на разных стадиях — имеются как совершенно нетронутые почвообразованием песчаные наносы, так и слоисто-зернистые почвы, являющиеся здесь наиболее развитыми.

В зависимости от местных экологических условий формируются различные сообщества, преимущественно мезофитные, но нередки и гигромезофитные. Древостой состоит из ив, осокоря, ветлы, дуба и вяза.

Сравнительное обилие костра и ежевики зависит от относительного положения сообщества в той или иной части прирусловья. Костер обилен в более молодой части, где откладывается мощный слой песка, по мере уменьшения мощности аллювия обилие костра постепенно снижается; ежевика, напротив, господствует на менее мощных отложениях песка и супеси.

Вместе с этими двумя видами более или менее постоянны: *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium rubioides*, *Lycopus europaeus*, *Mentha austriaca*, *Humulus lupulus* и др.

Если начало формирования данного цикла четко связано с отложениями песчаного и супесчаного наилка, то конечная его граница чрезвычайно растянута, нечетка вследствие обилия переходных группировок — со снытью и крапивой, с крапивой и страусником, с ежевикой и крапивой. Условно можно считать их «пограничными».

Ежевично-снытевый цикл. Не является типично прирусловым, так как больше характерен для центральной поймы, особенно ее второй ступени; однако довольно часто встречается и на первой ступени.

Формируется на аллювиях с более тяжелым механическим составом — на супесях, различных суглинках. В пойме верхнего течения встречается и в прирусловой части, однако это указывает на начинающийся процесс отложения здесь более тонкого седимента. Древостой представлен вязовыми и сероольховыми насаждениями.

Этот цикл тесно связан с кострово-ежевичным циклом посредством переходных группировок. Как нам кажется, условной границей между ними следует считать появление фитоценозов с крапивой, которая не произрастает на легких по механическому составу отложениях и более или менее обильна именно в таких переходных сообществах — с ежевикой и сныть, со сныть и страусником, с ежевикой и страусником.

Страусниковый цикл. Как и предыдущий, распространен на тонких отложениях — супесях, суглинках, однако чаще — на несколько пониженных и, следовательно, более увлажненных элементах рельефа. Менее распространен, чем два предыдущих цикла вследствие более узкой экологической амплитуды. Древостой вязовый.

Канареечниковый цикл. Распространен преимущественно в верхней пойме р. Белой на интенсивных отложениях супесчаного и легкосуглинистого аллювия, зачастую избыточно увлажненных за счет низкого расположения поймы над уровнем реки. Образует покров в ивняках и ветляниках.

Болотнохвощевый цикл. Приурочен к заболоченным понижениям, преимущественно на границе сегментов и собственно поймы. Аллювий различного механического состава — от супесчаных до иловатых наносов. Часто поверхность субстрата покрыта водой. Древостой состоит из ив и ветлы.

Как указывалось, в результате некоторой независимости травяного яруса от древесных доминантов образуются близнецовые ассоциации, отличающиеся лишь древесным ярусом. Так, в пойме обычны кострово-ежевичные осокорники, ивняки, ветляники, сероольшатники, но дубняк кострово-ежевичный можно считать уникальной группировкой; тем не менее своеобразные условия отложения песчаного и супесчаного аллювия в данных условиях местоположения (прирусловая часть центральной поймы, лежащей на подмываемом берегу) делают формирование этого сообщества явлением, хотя и исключительным, но вполне закономерным.

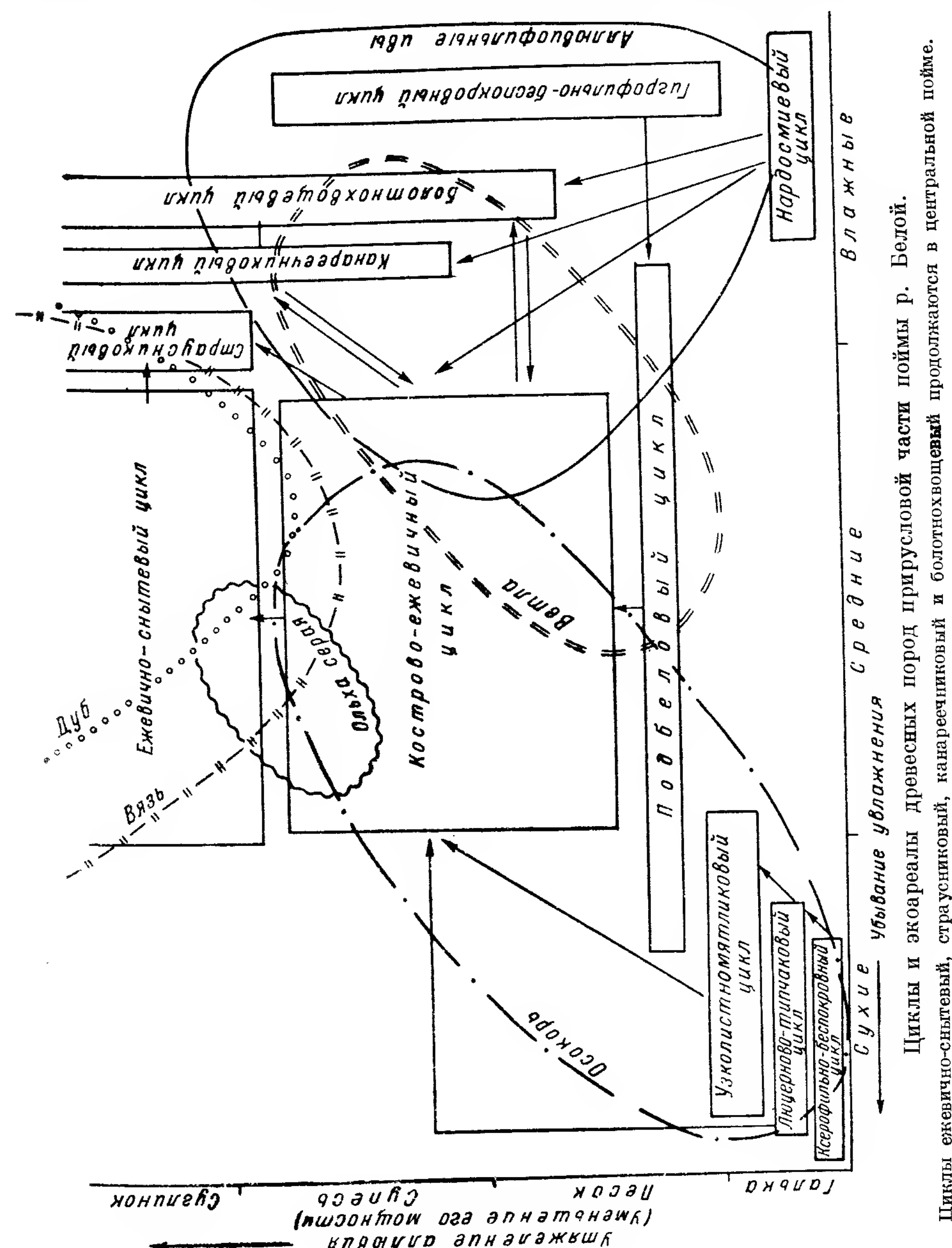
Эколого-фитоценотическая амплитуда древесно-кустарниковой растительности и динамика циклов может быть пояснена следующей схемой (рисунок). Схема построена по осям координат, отражающим механический состав аллювия и увлажнение; при

этом количество аллювия коррелирует в известной степени с его качеством: по мере утяжеления наилка уменьшается его мощность.

Выделенные циклы позволяют построить последовательную эколого-морфологическую классификацию лесов и кустарников поймы р. Белой. Такая классификация лугов и степей поймы была построена Миркиным (1965). Поясним кратко ее принципы.

В основе классификации — отражение в растительности трех основных факторов: аллювиальности, увлажнения и воздействия человека.

Основная таксономическая единица — ассоциация, объединяющая как тип фитоценозов те из них, которые характеризуются общими доминантами древесного и



Циклы и экоареалы древесных пород прирусловой части поймы р. Белой.
Циклы ежевично-снытевый, страусниковый, канареечниковый и болотнохвощевый продолжаются в центральной пойме.

травяного ярусов, сходным соотношением индикаторных видов и групп. Некоторые различия внутри ассоциаций, вызванные местными экологическими особенностями и антропогенными воздействиями, а также связанными с ними сукцессионными изменениями, приводят к необходимости выделять эколого-сукцессионные и антропогенные варианты ассоциаций. Внешне эти различия выражаются в появлении содоминантов и новых индикаторных видов и групп. Зачастую содоминант является одновременно индикаторным видом.

Древесные и кустарниковые ассоциации со сходным строением травяного яруса, что является отражением близких экологических условий существования этих группировок, независимо от видов древесных доминантов, отнесены в один цикл. Таким образом, цикл является внеформационной таксономической единицей.

В целях создания единой классификации растительности поймы р. Белой произведена унификация систематических единиц классификации лесных и луговых группировок: циклы получают объем секции подтипа; в подтип отнесены группы циклов (секций подтипа) со сходными экологическими условиями, главным образом близкие по условиям увлажнения.

Разработанная классификация может служить основой для создания хозяйственной типологии, помогающей правильной организации ведения хозяйства.

Литература

Бронзов А. Я. (1929). Зональные явления в пойме р. Иртыша. Изв. Гос. лугов. инст., 4—6. — Годнев Е. Д. (1949). Лесоразведение по берегам и в поймах рек. Лесн. хоз., 7. — Денисов А. К. (1950). Биологические особенности пойменного дуба и защитное лесоразведение по берегам рек. Лес и степь, № 10. — Денисов А. К. (1963). Защитно-водоохранная роль прирусловых лесов и принципы хозяйствования в них. — Дубянский В. А. (1955). Применение «насаждений-фильтров» для освоения песчаных балок и защиты от наносов Дона и Цимлянского водохранилища. Лесн. хоз., 8. — Еленевский Р. А. (1928). Некоторые данные о пойме реки Белой. Хозяйство Башкирии, 4. — Еленевский Р. А. (1963). Вопросы изучения и освоения пойм. — Карелин Т. И., С. В. Гуляев. (1950). О защитной роли ивняковых прибрежных полос в борьбе с песчаными наносами на пойменных кормовых площадях. Гидротехника и мелиорация, 4. — Каяндер А. К. (1926). Сущность и значение типов леса. — Крюгер В. А. (1954). О формировании луговой растительности в пойме верхней Камы. Уч. зап. Пермск. унив., VIII, 4. — Кучеровская-Рожанец С. Е. (1941). Ботанико-географические районы Предуралья. В кн.: Природные ресурсы Башкирской АССР, 1. — Лесков А. И. (1940). Очерк растительности долины реки Полуя. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 4.— Лосицкий К. Б. (1955). Осокорники — высокопродуктивные насаждения в поймах рек. — Марков М. В., М. И. Фирсова. (1955). Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Камы и Волги в пределах ТАССР. Уч. зап. Казанск. унив., 115, 5. — Миркин Б. М. (1964). Воздействие человека на растительность в пойме среднего течения р. Белой. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 3, 15. — Миркин Б. М. (1965). Об экологических классификациях луговой растительности. Бот. журн., 3. — Морозов И. Р. (1936). Пойменные ивняки и их использование. — Нечаев А. П. (1956). Решающий экологический фактор онтогенетического развития древесных растений в поймах Дальнего Востока. Бот. журн., 7. — Новопокровский И. В. (1931). Материалы для познания растительности Южного Предуралья. — Носков А. К. (1912). Бирск и его окрестности. Русск. бот. журн., 1—3, 4—6. — Соколов С. Я. (1938). Успехи советской лесной геоботаники. Сов. бот., 1. — Соколов С. Я. (1962). Таксономия лесных ассоциаций. Пробл. бот., 6. — Фурсаев А. Д., Е. В. Беляков. (1933). Ивы в пойме р. Волги в пределах Нижне-Волжского края и их значение как дубителей. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. X, 1. — Харитонов Г. А. (1963). Водорегулирующая и противоэрозионная роль леса в условиях лесостепи. — Цыганенко А. Ф., М. Г. Жежель. (1951). Почвенно-географический очерк Бирского района БАССР. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог., 27, 140. — Червяков Ф. И. (1949). Растительность поймы р. Хопра. Уч. зап. Саратовск. пед. инст., 13. — Шингарева-Попова Н. С. (1935). Пойменные осокоревые и ветловые леса. — Bliss L. S. a. I. E. Cantlon. (1957). Succession on River alluvium in Northern Alaska. Amer. Midl. Natur., 85, 2. — (Donita N., Gh. Dichoru) Доницэ Н., Г. Дихору. (1961). Сравнительные данные по двум ассоциациям ветлы в пойме Дуная. Revue biologie, VI, 4. — Karpati I., V. Karpati. (1961). Die zönologischen Verhältnisse der Auenwälder Albaniens. Acta Bot. Akad. Sci. Hung., 7, 3—4. — (Karpati Z. K., I. Toth.). Карпати К., И. Тот. (1961—1962). Типы пойменных лесов Венгрии. (Die Auenwäldtypen Ungarns). Acta agron. Acad. Sci. Hung., XI, 3—4. — Shelford V. E. (1954). Some lower Missisipi valley flood plain biotic communities, their age and elevation. Ecology, 35, 2. —Simon T. (1957). Die Wälder der Nordlichen Alföld. — Simon T. (1960). Contribution a la conaissance de la vegetation du delta du Danube. Ann. Univ. Sci., Sec. biol., 3.

Ленинградский государственный университет.

Получено 5 XI (1965).

УДК 546.711/.717 : 581.132

О. В. Сахарова

О СПЕЦИФИЧЕСКОМ ДЕЙСТВИИ МАРГАНЦА В СВЕТОВОЙ РЕАКЦИИ ПРЕВРАЩЕНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ

O. V. SAKHAROVA. ON THE SPECIFIC ROLE OF MANGANESE IN THE PHOTOCHEMICAL REACTION OF TRANSFORMATION OF XANTHOPHYLLS

Известно, что при недостатке марганца угнетается процесс фотосинтеза (Браун и др., 1962; Пирсон, 1962; Ruszkowska, 1964). В отличие от фотосинтеза, фоторедукция адаптированных к анаэробиозу водорослей при марганцевой недостаточности протекает нормально (Kessler, 1957). Это позволяет предполагать, что марганец участвует в кислородном звене фотосинтеза.

Роль марганца в выделении кислорода вполне специфична. Так установлено, что недостаток железа ингибирует фоторедукцию гораздо сильнее, чем фотосинтез (Kessler, 1957). При недостатке меди фоторедукция также подавляется, тогда как активность реакции Хилла снижается лишь незначительно (Bishop, 1964).

Рядом исследований, проведенных Д. И. Сапожниковым с сотр. (1957, 1961, 1964, 1965), было выяснено, что в реакциях фотоокисления воды при фотосинтезе принимают участие два ксантофилла — лютеин и виолаксантин, претерпевающие взаимопревращение под действием света. Логично было предположить, что марганец может играть роль в реакциях взаимопревращения этих пигментов. В предыдущей работе (Сапожников, Сахарова, 1964) было установлено значение марганца для осуществления световой и темновой реакций превращения ксантофиллов. В темновой реакции была показана специфичность действия марганца по сравнению с железом. В связи с указанными выше фактами интересно было выяснить, специфично ли действие марганца в световой реакции по сравнению с железом и медью. Настоящая работа посвящена выяснению этого вопроса.

Для связывания свободных ионов, находящихся в растении, мы применили хелат (двунатриевую соль этилендиаминтетраацетата — Na_2 ЭДТА). При обработке листа хелатом связываются многие микроэлементы, причем наиболее прочны комплексы с медью, наименьшей устойчивостью обладают комплексные соединения с магнием; остальные металлы занимают промежуточное положение, образуя так называемый «ряд Ирвинга—Вильямса»: $Cu^{++} > Ni > Pb > Co > Zn > Cd > Fe^{++} > Mn > Mg$. Нам удалось с помощью хелата затормозить световую реакцию, а при последующем добавлении соли марганца снять тормозящее действие хелата (Сапожников, Сахарова, 1964). Применив этот же прием в настоящей работе, мы наряду с марганцем вносили железо и медь. В анализ брались соли категории очистки «чистые для анализа».

В качестве объекта было выбрано водное растение *Elodea canadensis*. Этот объект удобен тем, что в его листья быстро проникает хелат. Элодея собиралась в пруду Старого Петергофа вечером накануне опыта. Верхушки побегов элодеи находились ночь в темноте на прудовой воде. Это позволяло получить более однородный материал. Опыты ставились по схеме, составленной из шести вариантов. Контроль на прудовой воде (1-й вариант), контроль на бидистиллированной воде (2-й вариант), опыт на хелате (3-й вариант). 2-й вариант был необходим, так как все растворы микроэлементов и хелата приготовлялись на бидистиллированной воде. В трех последующих вариантах верхушки элодеи после обработки хелатом помещались на разные растворы: хлористого марганца (4-й вариант), сернокислого железа (5-й вариант) и сернокислой меди (6-й вариант). Верхушки в трех первых вариантах находились в воде или хелате в течение 3.5 часов; в 4-м, 5-м и 6-м вариантах обработка хелатом велась в течение 2.5 часов, после чего верхушки отмывались от хелата бидистиллированной водой и на один час помещались на соответствующий раствор соли. Световая проба после 3 часов темноты освещалась 30 минут. В каждом варианте наряду со световой пробой ставился темновой контроль.

Колбы с верхушками элодеи для освещения помещали в кристаллизатор с водой при температуре 19—21°. Освещение производили снизу лампой ЗН-8 мощностью 500 вт; освещенность 40—50 тыс. люксов. Определение пигментов велось по разработанной в лаборатории методике (Сапожников, Бажанова, Маслова и др., 1964).

Показателем эффективности световой реакции служил «световой эффект» реакции, вычисляющийся следующим образом: сумму лютеина и виолаксантина принимали за 100%; для каждого из двух пигментов вычисляли процентное содержание; из разности процентного содержания лютеина и виолаксантина на свету вычитали разность процентного содержания их в темноте. Каждая цифра таблицы — средняя из трех определений светового эффекта. Данные подвергались статистической обработке, которая показала, что можно считать достоверной разницу между световыми эффектами двух каких-либо вариантов, равную или большую 18. Выбор концентраций хелата и соли марганца был сделан на основании наших прежних опытов при изучении световой реакции (Сапожников, Сахарова, 1964). Концентрации же железа и меди брались равными таковой у марганца — $8 \cdot 10^{-3}$ М.

Из таблицы видно, что световая реакция лучше всего проходит в контрольном варианте на прудовой воде. Световой эффект реакции при этом, равный 18.2, несколько выше, чем в варианте с бидистиллированной водой (13.2). Однако это снижение эффекта световой реакции на бидистиллированной воде статистически недостоверно (при $M=5.0$; $n=3$, $p=0.1$).

Влияние обработки хелатом верхушек элодеи и последующего введения солей марганца, железа и меди на световую реакцию превращения ксантофиллов

№ опыта	Световой эффект реакции: варианты					
	прудовая вода	бидистиллированная вода	хелат	$MnCl_2$	$FeSO_4$	$CuSO_4$
1	15.6	—	1.0	13.8	—	—
2	23.0	—	4.4	11.9	7.3	4.9
3	23.6	16.7	4.0	15.8	7.0	—
4	16.4	8.9	—2.8	9.1	—2.9	3.9
5	16.0	14.2	—3.8	10.2	3.2	3.0
6	20.2	—	1.8	12.9	—	1.5
7	12.2	—	0.4	2.6	0.6	—2.5
8	18.7	—	—1.2	10.1	—0.8	—2.4
Среднее . . .	18.2±1.3	13.2±2.3	0.2±1.0	10.8±1.3	2.4±1.7	1.4±1.2
Процент от контроля . .	100	72.5	1.1	59.1	13.0	7.1

Обработка хелатом приводит к почти полному торможению световой реакции: световой эффект равен 0.2. Действуя хлористым марганцем на обработанные хелатом и промытые бидистиллированной водой верхушки, можно повысить эффект световой реакции до 10.2, т. е. восстановить световую реакцию более чем наполовину. Восстановление световой реакции под действием солей марганца статистически вполне подтверждается ($M=10$, $n=8$, $p=0.01$). При внесении солей железа и меди эффект световой реакции повышается с 0.2 до 2.4 и 1.4, это увеличение статистически недостоверно.

Таким образом, на основании этих опытов можно прийти к выводу, что действие марганца в световой реакции вполне специфично по сравнению с железом и медью.

Литература

Браун Т., К. Эйстер, Г. Таннер. (1962). Физиологические последствия недостаточности марганца. В кн.: Микроэлементы. — Пирсон А. (1962). Марганец и его роль в фотосинтезе. В кн.: Микроэлементы. — Сапожников Д. И. (1965). Об участии ксантофиллов в переносе кислорода при фотосинтезе. В кн.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. — Сапожников Д. И., Д. Г. Алхазов, З. М. Эйдельман и др. (1961). Включение O^{18} из тяжелокислородной воды в виолаксантин при действии света на растение. Бот. журн., 5. — Сапожников Д. И., Д. Г. Алхазов, З. М. Эйдельман и др. (1964). Об участии ксантофиллов в переносе кислорода в процессе фотосинтеза. ДАН СССР, 154, 4. — Сапожников Д. И., Н. В. Бажанова, Т. Г. Маслова и др. (1964). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. — Сапожников Д. И., Т. А. Красовская, А. Н. Маевская. (1957). Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света. ДАН СССР, 113, 2. — Сапожников Д. И., О. В. Сахарова. (1964). Значение марганца для осуществления световой реакции превращения ксантофиллов. ДАН СССР, 157, 6. — Bishop N. (1964). Site of action of copper in photosynthesis. Nature, 204, 4956. — Kessler E. (1957). Manganese as a cofactor in photosynthetic oxygen evolution. В кн.: Research in photosynthesis. — Ruszkowska M. (1964). Wplyw manganu na fotosynteze u wyrszych reslin. Acta Soc. Bot. Polon., 33, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 XII 1965).

УДК 581.5/581.9 : 582.272.468

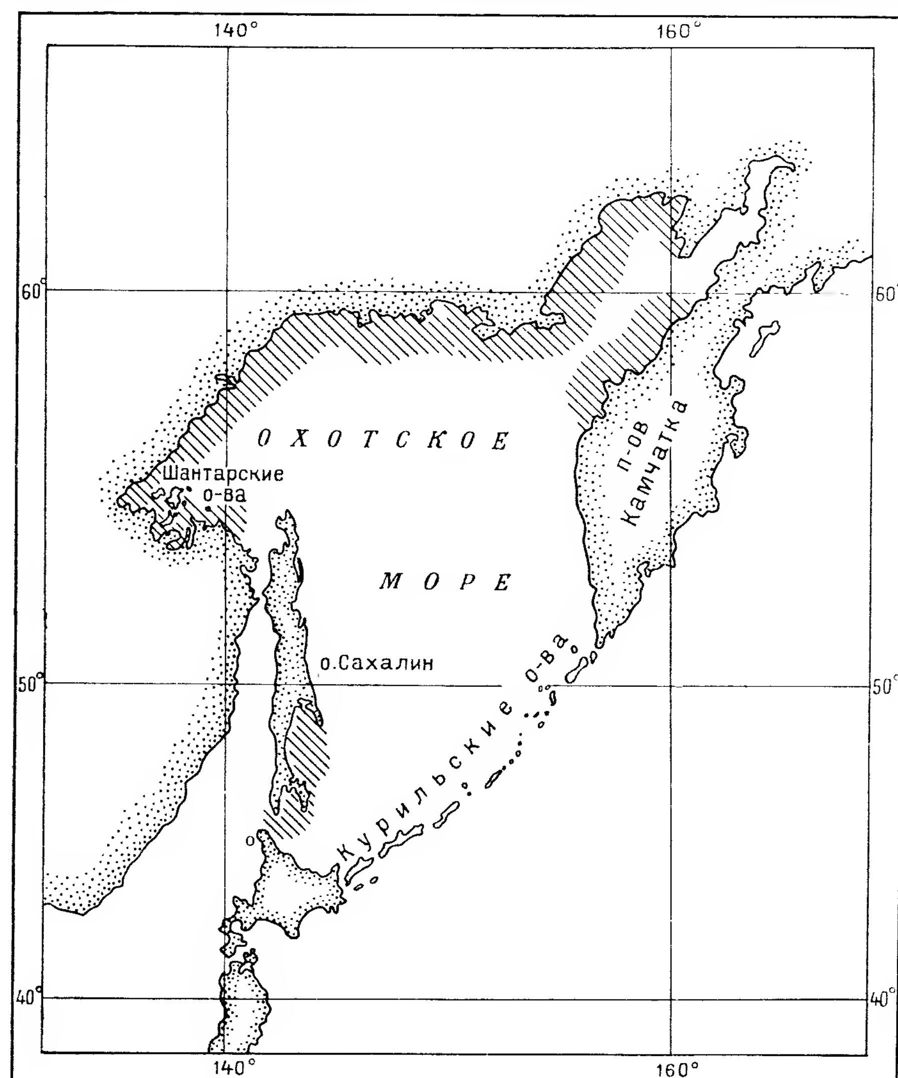
В. Б. Возжинская

К ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ *LAMINARIA GURJANOVAE* A. ZIN.

С 1 рисунком

V. B. VOSZHINSKAYA. ON THE ECOLOGY AND DISTRIBUTION OF *LAMINARIA GURJANOVAE* A. ZIN.

Laminaria gurjanovae была впервые обнаружена у берегов Сахалина в 1946 г. Как и предполагала А. Д. Зинова, описавшая этот вид (1964), *L. gurjanovae* широко распространена в Охотском море. Дополнительные материалы, собранные в экспедициях Института океанологии АН СССР (ИОАН) и Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) в 1957, 1963 и 1964 гг. у материкового берега Охотского моря, позволяют более подробно представить экологию и распространение этого интересного вида (см. рисунок).



Распространение *Laminaria gurjanovae* A. Zin. в Охотском море.
Штриховкой отмечены участки с зарослями *L. gurjanovae*.

L. gurjanovae формирует довольно обширный пояс у северных берегов Охотского моря, особенно велики скопления ее у северо-восточного берега моря. Растет она на различных грунтах — как каменистых, так и песчано-илистых. Пояс *L. gurjanovae* начинается обычно в редко обсыхающем нижнем горизонте литорали, где она образует смешанный растительный покров вместе с *Lessonia laminarioides* Post. et Rupr. (Возжинская, 1965). В сублиторали к *L. gurjanovae* присоединяются и другие ламинариевые водоросли, но она всегда оказывается доминирующей формой. Наиболее интенсивные заросли прослеживаются в верхней сублиторали, до глубины 5—10 м; более разреженные заросли отмечаются до глубины 15 м, глубже (до 20 м) встречаются лишь одиночные растения.

Такой обширный пояс *L. gurjanovae* в Охотском море наблюдается только у северных берегов моря (Западная Камчатка, материковое побережье), на западном побережье (Шантарские острова, материковый берег) заросли ее значительно изрежены, а у южных берегов моря (Сахалин, Курилы) этой ламинарии вообще мало: пояс сублиторальных ламинариевых образован другими видами ламинарий, *L. gurjanovae* примешивается к ним в незначительных количествах. В Японском море (юго-западный Сахалин, Приморье) эта ламинария пояса тоже не образует.

Существует различие и в распределении *L. gurjanovae* по глубинам в пределах Охотского моря: на севере она не отмечается глубже 20 м, в то время как на юге этот вид растет на глубине до 50 м. Возможно, эта разница в вертикальном распределении *L. gurjanovae* объясняется неодинаковой освещенностью под водой, связанной с изменением широты места, и различной величиной суммарной солнечной радиации у этих берегов.

Вполне вероятно и влияние температурных условий: холодноводная *L. gurjanovae* вытесняется на юге Охотского моря (Сахалин, Курилы) из более прогреваемых слоев воды в глубину другой жизненной формой — тепловодной *L. japonica*, господствующей в верхней сублиторали этого района (Приморье, южный Сахалин).

У северных берегов Охотского моря отмечались образцы *L. gurjanovae* различного возраста, внешний облик этих растений хорошо соответствует описанию, данному А. Д. Зиновой. Наиболее молодые экземпляры этой ламинарии (размером 4—10 см) по внешнему виду почти не отличаются от экземпляров равного возраста других видов ламинарий группы «saccharinae». Как показывают наши наблюдения, характерную особенность молодых растений этой группы составляют два ряда пузыревидных вздутий — «bullae» — на поверхности пластины. С возрастом эти вздутия у некоторых видов пропадают; исчезают они и в гербарных образцах молодых экземпляров.

Литература

Возжинская В. Б. (1965). Распределение водорослей у берегов Западной Камчатки. Океанология, 2. — Зинова А. Д. (1964). Новый вид *Laminaria* у берегов Сахалина. Новости сист. низш. раст., 1.

Институт океанологии
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 20 VII 1965).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 58 : 47 : 44/46

William T. Stearn. Botanical Latin. History, Grammar, Syntax, Terminology and Vocabulary. Thomas Nelson and Sons Ltd, London and Edinburgh, 1965 : XIV+566.41 fig.+ +vignette. **(Уильям Стерн.** Ботаническая латынь. История, грамматика, синтаксис, терминология и словарь). (1965)

N. N. ZABINKOVA AND M. E. KIRPICZNIKOV. *WILLIAM T. STEARN*. BOTANICAL LATIN. HISTORY, GRAMMAR, SYNTAX, TERMINOLOGY AND VOCABULARY. (1965)

Объем информации, содержащийся в ботанических текстах, напечатанных на латинском языке, совершенно исключителен. Большинство книг долиннеевского времени, главные труды основателя современной систематики К. Линнея, многие фундаментальные сводки XVIII и XIX веков по систематике написаны на латинском языке. И по настоящий день латынь в ботанике имеет самое широкое применение. По действующему Международному кодексу ботанической номенклатуры описание новых таксонов ныне живущих растений, чтобы быть действительно обнародованным, должно сопровождаться латинским диагнозом.

Несмотря на такое важное значение латыни в ботанике, до сих пор не было издано пособия по латинскому языку для ботаников, хотя для фармацевтов и медиков, для которых этот язык имеет меньшее значение, напечатаны десятки руководств на многих языках мира. Ботаническая латынь нашла лишь частичное отражение в книгах Викена и Аренса (E. Wikén: Latin för botanister och zoologer. Malmö, 1951; G. Ahrens: Naturwissenschaftliches und medizinisches Latein. Leipzig, 1960).

Рецензируемую книгу У. Стерна можно, таким образом, считать первым руководством по латинскому языку, написанным специально для ботаников. При этом пособие Стерна отнюдь не ограничено грамматикой, а охватывает едва ли не все разделы латинского языка, которые могут интересовать ботаника.

В кратком «оправдании», предпосланном основному тексту книги («Apologia pro Libro meo»), автор пишет, что его целью было снабдить читателей руководством по специальной (special kind) международной латыни, употребляемой ботаниками при необходимости назвать и описать растения.

В книге 4 части, содержащие 26 глав. На большинстве из них мы ниже кратко остановимся.

Первая часть является вводной. Она открывается главой «Как пользоваться этой книгой» (I), а заключается краткой фонетикой латинского языка (IV). Наиболее интересны, однако, главы II и III.

Во II главе приводятся доказательства исключительной важности латинского языка для ботаников. Основной вывод Стерна заключается в том, что историческое развитие ботанической латыни сделало ее лингвистически автономной от латыни классической. Приводится список ученых, чьи труды признаются важнейшими и образцовыми для ботанической латыни. Отметим один спорный момент: при расхождении классического и традиционного для ботаников правописания некоторых слов автор отдает предпочтение второму; так, он предлагает сохранить варианты laevis, annulus, sylva и т. д., а не levis, anulus и silva и т. п., как в классической латыни. Нам представляется, что при наличии двух орфографических вариантов, одинаково часто встречающихся в ботанической латыни (как silv- и sylv-), вряд ли стоит насаждать правописание, противоречащее классическому, тем более, что, например, в Международном кодексе анатомической номенклатуры принято написание anulus.

Чрезвычайно важна глава III «Развитие ботанической латинской терминологии». Она представляет собой оригинальное исследование, основанное на тщательном изучении многочисленных источников. Именно в данной главе с наибольшей ясностью сказывается огромная эрудиция Стерна, одного из лучших в мире знатоков ботанической литературы. Из многих разделов этой главы упомянем следующие: происхождение ботанической латыни; влияние Линнея; линнеевская реформа терминологии; линнеевская реформа описания растения; ботанические латинские названия частей цветка (их происхождение, эволюция содержания); А. П. Декандоль, Д. Линдли и А. Грей; резюме (подчеркивается самостоятельность ботанической латыни, обогащенной собственным богатым техническим словарем; указывается роль Линнея, который более нежели все другие способствовал установлению современной ботанической латыни; грамматически она тесно примыкает к латыни классической).

Вторая часть книги — «Грамматика». Она включает в себя главы: существительные — падежи и склонения (V); прилагательные и причастия (VI); наречия (VII); числительные и способы указания относительных размеров (VIII); местоимения (IX); предлоги (X); союзы (XI); глаголы (XII). Эта часть занимает немногим более 80 стр., т. е. около 15% всего объема книги.

Грамматический справочник, составленный Стерном специально для ботаников, имеет ряд преимуществ по сравнению с грамматиками общего типа. Он сочетает в себе ботаническую специализацию и указания на чисто практические правила: какие где ставить окончания, как находить основу и т. п. Очень важно отметить, что при этом Стерном строго соблюдается научная характеристика языковых явлений.

В «Грамматике» опущены некоторые хотя и редко встречающиеся, но важные типы слов, например: pharynx — горло (термин, обычный в описаниях многих *Euglenophyta*); iter, itineris — путешествие; родовые названия, оканчивающиеся на -actis (имеющие в основе «-n-»); -charis (имеющие в основе «-t-») и др.

Впрочем, внимательный читатель почти всегда может почерпнуть необходимые ему сведения в том или ином разделе книги: о -charis в примечании на стр. 66; об -actis — в разделе греческих элементов на стр. 272; о склонении слова tempus, хотя и глухо, но упоминается в словаре в конце книги, и т. п. Все же вряд ли такое расположение материала является удобным. Изложение грамматики у Стерна отличается исключительной логичностью и обстоятельностью. Можно было бы, пожалуй, уточнить только два момента, а именно: 1) Gen. Sing. от alius лучше alterius, а не alius (стр. 124), так как последняя форма встречается крайне редко; 2) на стр. 131 сказано, что Gerundium оканчивается на -um, между тем как он вообще не имеет формы Nom. Sing.

Третья часть книги разделена на главы XIII—XXIV и включает в себя синтаксис и «прочее». Глава XIII посвящена диагнозам растений. Примеры даны в оригинале по-латыни и снабжены точными английскими переводами.

Глава XIV посвящена «Описаниям». Коротко сказано о последовательности и порядке описаний, а затем более 40 страниц занято примерами, относящимися к различным группам низших и высших растений.

Главы XIII и XIV очень полезны для учебных целей. Однако использование содержащихся в них образцов для описания той или иной конкретной группы затруднено тем, что количество своеобразных групп растений во много раз превосходит число приведенных примеров. Прекрасно сознавая это, Стерн совершенно правильно подчеркивает, что ни одно описание не должно составляться без изучения ранее опубликованных описаний, относящихся к той же группе растений (ср. стр. 156).

Глава XV занимает немногим более двух страниц. В ней даются краткие указания о пунктуации в латинских описаниях. Несколько более пространна глава XVI. Она посвящена специально местообитаниям и включает значительное число примеров.

В следующей, XVII главе на протяжении почти 30 страниц рассматриваются различные вопросы, связанные с географическими названиями. Здесь содержится много полезных сведений, необходимость в которых постоянно ощущают ботаники. Содержание главы: виды географических названий; географические термины; употребление местного падежа (Locativus) и предлогов; классические названия; более поздние названия; латинизация средневековых и современных названий; географические эпитеты; некоторые географические названия, употребляемые в ботанической латыни. Заканчивается глава: 1) обширным указателем географических названий на латинском языке; 2) указателем (индексом), позволяющим найти для английского географического названия латинский или латинизированный эквивалент.

В этой главе возражение может вызвать правописание некоторых географических наименований. Если уж отстаивать автономность ботанической латыни, то можно смело утверждать, что в ней China, Causasus, Mexico встречаются гораздо чаще, чем Sina, Caucasia и Nova Hispania (ср., например, географические названия у Буассье).

Глава XVIII, также весьма существенная для ботаников, посвящена вопросу о терминах, обозначающих цвет. Автор приводит пространные и исключительно интересные сведения о развитии терминологии цветов и окрасок, начиная с античных авторов и кончая авторами современными. Он предлагает также очень остроумную систему Дайда (Dade, 1940 г.), которая, однако, перегружена малоупотребительными и не вызывающими четких ассоциаций терминами типа lazulinus, lineus, bubalinus и т. п.

Глава XIX называется «Греческие слова в ботанической латыни». Она содержит краткий очерк использования греческих слов и элементов в ботанической латыни, принципы транслитерации греческих букв и их сочетаний, а также латинизации греческих окончаний, сведения о грамматическом роде греческих существительных, образовании сложных слов и, наконец, обзор фонетических изменений, претерпеваемых греческими согласными звуками. Глава заканчивается очень полезным списком греческих элементов, употребляемых в латинской ботанической терминологии.

Глава XX посвящена образованию названий и эпитетов. Она начинается с краткого исторического очерка образования названий растений в античности, в долиннеевскую эпоху и, наконец, у Линнея. Далее излагаются основные методы составления родовых названий и видовых эпитетов из чисто латинских элементов; подробно рассматриваются наименования растений, посвящаемые какому-либо лицу и образован-

ные от различных географических названий. При этом читатель знакомится с традицией латинизации итальянских, французских и других слов, в частности и собственных имен; это очень существенно, так как часто при попытке уразуметь по названию, от какого современного слова, имени или названия оно образовано встречаются серьезные затруднения.

Префиксы и суффиксы составляют предмет XXI главы. Материал, изложенный в ней, безусловно окажет неоценимую помощь ботанику при составлении новых терминов на основе латинских и греческих словообразовательных элементов (что, как правило, и происходит), а также при образовании названий новых родов и видов.

Немногим менее 50 страниц занимает глава XXII под названием «Описательная терминология». Почти вся она посвящена обзору терминологии Линдли. Стерн его несколько дополнил указаниями (они даны в квадратных скобках) на известные работы Рикетта, а также на карту симметричных плоских фигур, опубликованную в 1962 г. в журнале «Taxon». Глава довольно обильно иллюстрирована и содержит определения значений 505 терминов; завершается она сводным ключом-индексом латинских и английских терминов.

При определении и описании низших растений важно знать латинские названия некоторых химических веществ и реактивов. Поэтому глава XXIII — «Химические реакции и пробы» — будет особенно приветствоваться альгологами, лихенологами и другими специалистами по низшим растениям. В главе 3 раздела: химические реакции лишайников; химические реакции у водорослей и грибов; химические названия (элементов, реактивов, сред и т. д.).

Глава XXIV называется «Условные знаки и сокращения» и содержит 3 раздела: линнеевские условные обозначения (знаки); другие условные обозначения; общеупотребительный список сокращений. К сожалению, не выделены сокращения, рекомендуемые для употребления; например, сокращение «n.» для «nobis» и «nomen» встречается крайне редко и вряд ли его стоит вводить в обиход.

Четвертая часть содержит всего 2 главы. Первая из них (XXV) занимает 30% всего объема книги, а точнее 170 страниц, набранных петитом. Это не только самая большая по объему глава, но и одна из самых важных. Она представляет собою ботанический словарь, построенный таким образом, что латинские и английские слова следуют в порядке общего алфавита.

Словник словаря обширен и в целом удачен. Он состоит, если рассматривать его с точки зрения частей речи, из: 1) существительных; 2) прилагательных и причастий; 3) наречий; 4) предлогов и союзов; 5) префиксов и суффиксов. Глаголы из словаря исключены почти полностью; таким образом выпали такие обычные для любого диагноза слова, как obvenio, vigeo, orior, locum tenere (obtinere) и т. п.

Латинские слова снабжены грамматической характеристикой, хотя объем сведений о тех или иных словах весьма неодинаков. Например, после слова anthera следует почти полное перечисление его падежных форм, причем то же самое слово фигурирует в качестве образца существительного первого склонения на стр. 69. В то же время для таких слов, как tempus, iter, aetas, extremitas и других, не приводится даже формы Gen. Sing. и для определения основы читатель отсылается к грамматическому разделу.

Грамматическая характеристика прилагательных предельно проста. Для них указаны группы (их три — A, B, C), а образцы склонения даны в главе VI.

При оценке словника с точки зрения его содержания возникает немало вопросов.

1. Неясны мотивы отбора слов. Почему есть cleistogamus, но нет chasmogamus? Если дано cohors,[1] то почему нет conspecies? Есть arcticus, brachyblastus, tetras, но отсутствуют auxiblastus, dias, antarcticus. Есть chlorophyllum, но нет xanthophyllum, и т. п.

2. Некоторым дисциплинам «не повезло». Так, например, очень слабо отражена палинология (нет даже интины, экзины и других самых обычных терминов); очень мало анатомических терминов (есть prosenchyma, но нет epiblema, collenchyma, endoderma и многих других).

3. В словаре даны сравнительно редкие «книжные» слова, не имеющие прямого отношения к ботанической латыни, как-то: breviarium, commentarium, diarium и т. п., но нет слов из того же «сродства» — alphabeticus, addenda, corrigenda и других, гораздо чаще встречающихся в ботанических сочинениях.

4. Некоторым образом даже забавно видеть в ботаническом словаре наречия типа cunctanter и dumtaxat [2] или существительные типа contusum, decus и т. п. раритеты (их не так мало). Но ведь наряду с этим нет таких чисто ботанических терминов, как coremium, cormophytus, dimerus, epiblastus и множества других.

5. Довольно значительную путаницу вызывает отсутствие указания на сферу употребления некоторых прилагательных, вследствие чего остается неясным, являются ли они терминами или им свойственна только функция эпитета. Это важно прежде всего для того, чтобы предотвратить увеличение числа терминов-синонимов, которыми и так изобилует ботаническая терминология. Ответ мог бы быть подсказан анализом

---

[1] Это слово стоит не по алфавиту, а после слова collocatio.

[2] Кстати, укажем, что в списке наречий, которые по У. Стерну встречаются в ботанической латыни (стр. 105), этих наречий нет. И правильно! Впрочем, широкоупотребительному наречию regulariter почему-то не нашлось места ни в списке, ни в словаре.

приводимых примеров, но, к сожалению, они не всегда удачны. Например, к термину рог, роговидный вырост — cornu даны такие примеры: cornu bovis — рог быка; cornu caprae — рог козы; cornu cervi — рог оленя; cornu damae — рог лани. Между тем можно с успехом подобрать не такие чисто «зоологические», но и хорошие примеры, связанные с описанием растений, например: achenia in duo cornua apice abeuntia; siliquae majores cornibus longioribus и т. п.

Число различных замечаний можно было бы умножить, но относительно словника претензии вообще предъявлять трудно, так как словарь Стерна отнюдь не претендует на исчерпывающую полноту, а следовательно, выбор слов в значительной мере определяется вкусами и опытом автора.

Необходимо сказать еще несколько слов об объяснении терминов. Часть из них приводится в главе XXII; в словаре такие термины имеют цифровую пометку, которая позволяет быстро найти объяснение в интерпретации Линдли. Это очень удобно. Из числа других терминов, помещенных в словаре, некоторые также снабжены объяснениями, как правило точными и удачными. Лишь с отдельными трактовками трудно согласиться. Например, адекватность терминов копуляция и конъюгация сомнительна. Не всегда можно признать удачным и выбор термина при наличии синонимов. Так, невозможно предпочесть ясному и однозначному термину bulbotuber (клубнелуковица) путаный и многозначный cormus. [1] Это — типичный случай, когда надо порывать с не оправдавшей себя традицией.

Мы подходим к концу краткого обзора книги У. Стерна. В заключение необходимо отметить превосходную библиографическую оснащенность этого труда.

Кроме библиографии к отдельным главам (III, IV, XVII, XXIII и XXI), последняя глава книги носит название «Общая библиография». Она содержит перечень около 60 работ.

За последней главой следует «Synopsis polyglotta» — оглавление на французском, испанском, португальском, немецком, шведском и русском языках. Оглавление на английском языке и список иллюстраций предшествуют первой части книги. Заканчивается работа Стерна общим указателем.

Книга превосходно издана. Она удобного формата, в нарядной, сделанной со вкусом суперобложке и прочном переплете. Рисунки (их всего 41) четкие, изящные. Отлично подобраны шрифты, особенно в разделе «Словарь»; несмотря на их небольшой размер, они хорошо читаются и без труда различаются между собой.

Пытаясь изложить содержание книги У. Стерна по возможности полно и объективно, мы упомянули и о некоторых недочетах. Но, учитывая большой объем этого труда, следует признать, что они весьма невелики, тем более, что часть из них дискуссионна.

Работу У. Стерна отличает еще одна важная особенность: сочетание глубокой научности и предельной практичности. Объем информации, который она содержит, настолько велик и разнообразен, что книга не только станет настольной для систематиков и ботаников других специальностей, но будет представлять несомненный интерес и для биологов других направлений, в первую очередь зоологов.

Сочинение У. Стерна следует в целом оценить очень высоко. Оно несомненно является важным вкладом в мировую справочную литературу по ботанике.

Н. Н. Забинкова и *М. Э. Кирпичников*

Военно-медицинская академия им. С. М. Кирова и Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 30 V 1966).

УДК 019.941 : 633.2/.3

Papers on Grassland Botany. Royal Netherlands Society for Agricultural Science, Wageningen, Netherlands Journ. of Agricult. Sci., 1965, vol. 13, № 2 : 89—237. **(Работы о травянистой растительности,** 1965).

T. A. RABOTNOV. PAPERS ON GRASSLAND BOTANY. (1965)

Книга представляет специальный выпуск журнала «Netherlands Journal of Agricultural Science», посвященный выдающемуся голландскому геоботанику, исследователю лугов Д. М. Де Фрису, в связи с его 65-летием и выходом на пенсию. Советские ботаники сравнительно мало знают о работах Де Фриса, [2] поэтому особый интерес

---

[1] Следует напомнить, что так высоко почитаемому У. Стерном Д. Линдли принадлежит следующее очень верное высказывание о терминологии: «В терминологии каждое название должно иметь определенный положительный смысл, не допускающий двоякого толкования; все термины, имеющие два значения, плохи» (J. Lindley: An introduction to Botany, 3-d. ed., London, 1839, p. 532).

[2] Описание методов, разработанных Де Фрисом, и изложение результатов некоторых его исследований имеется в книге Д. Браун «Методы исследования и учета растительности». (ИЛ, М., 1957) и в статьях Т. А. Работнова «Методы и некоторые ре-

могут представлять опубликованные в сборнике материалы, характеризующие его научную деятельность: предисловие, написанное крупнейшим голландским луговодом М. Л. Хартом (M. L. t' Hart), небольшая статья А. Шейнгроунда (A. Scheyground) о первых годах деятельности Де Фриса как ботаника, полный список опубликованных Де Фрисом работ.

Динанд Мариус Де Фрис родился 15 IV 1900 в местечке Гудерак (провинция Южная Голландия). Уже в школьные годы у него проявился интерес к биологии, главным образом к зоологии. Увлечение зоологией продолжалось в Утрехтском университете, куда он поступил после окончания гимназии. Лишь в последние годы пребывания в университете под влиянием проф. А. А. Пулле (A. A. Pulle) Де Фрис стал специализироваться в области ботаники и приступил к изучению флоры и растительности родных для него мест — района Krimpenerwaard, где обширные площади занимали луга. В результате четырехлетних исследований (с 1924 по 1927 г.) был собран материал, на основе которого Де Фрис защитил в 1929 г. в Утрехтском университете докторскую диссертацию. Диссертация представляла объемистый труд, содержащий обстоятельное описание неулучшенных лугов на бедных почвах (комплекс ассоциаций Molinietum coeruleae—Agrostidetum caninae). После защиты диссертации Де Фрис начал работать ботаником на Гронингенской сельскохозяйственной опытной станции; основным объектом его исследований были луга. Здесь им был разработан ряд методов изучения луговой растительности, получивших широкое признание и распространение; одновременно определилось прикладное направление его исследований, связь с луговодством.

В 1939 г. Де Фрис перешел на работу в центральный Институт сельскохозяйственных исследований в Вагенингене (в дальнейшем из него выделился Институт биологических и химических исследований, в котором Де Фрис работал по 1965 г.). С 1949 г. он начал читать курс луговедения («ботаническое изучение лугов») в Сельскохозяйственном Университете в Вагенингене. С 1925 по 1964 г. Де Фрисом опубликовано 155 работ, большая часть их посвящена изучению лугов. Многие вопросы луговедения получили отражение в работах Де Фриса (типология, методика исследования, влияние хозяйственной деятельности человека; кормовая оценка лугов, определение по растительности условий произрастания, сопряженность между видами, биология луговых растений, определение луговых растений по вегетативным признакам,[1] сезонная и разногодичная изменчивость и пр.). Работы Де Фриса и его сотрудников представляют существенный вклад в луговедение, некоторые из них имеют более общее значение для теории фитоценологии и методики исследования растительности. Большинство работ опубликовано на голландском языке, однако некоторые из них, в частности имеющие наибольшее значение в методическом и теоретическом отношении, напечатаны на английском или немецком языке. Кроме того, рефераты многих работ Де Фриса, опубликованных на голландском языке, печатались в английском реферативном журнале «Herbage Abstracts». Это облегчает ознакомление с работами Де Фриса.

Наибольший общий интерес представляют методические исследования Де Фриса. Им разработан метод изучения встречаемости на основе использования небольших (100 см^2, 25 см^2) площадок и предложено отмечать для каждой учетной площадки не только присутствие видов, но и порядок доминирования (для трех видов, принимающих наибольшее участие в создании травостоя). Это дает возможность выявить не только встречаемость (по наличию вида), но и встречаемость доминирования. При равномерном распределении площадок, графическое изображение порядка доминирования дает хорошее представление о пространственном распределении доминант в ценозе (подробнее см. Браун, 1957). Очень интересны работы Де Фриса и его сотрудников по методике определения условий произрастания по растительности. По этому вопросу были проведены значительные исследования и разработан оригинальный метод, пользуясь которым по растительности можно определить характер использования луга, увлажнения, тип почвы, кислотность (подробнее см. Работнов, 1962). Общее значение имеют работы Де Фриса о сопряженности встречаемости видов луговых растений (см. Работнов, 1962).

В отличие от многих западноевропейских, в том числе голландских геоботаников, Де Фрис — не сторонник метода выделения ассоциаций по Браун-Бланке. Он считает, что, используя подходы Браун-Бланке, для лугов Голландии (если не принимать во внимание засоленные места, дюны и холмы, сложенные известняками) можно выделить лишь немногие ассоциации, при этом в одну ассоциацию могут попасть луга различной агрономической ценности. В то же время Де Фрис считает непригодным метод выделения ассоциаций по доминантам, так как доминирующие растения могут меняться от года к году. В ряде статей им приведен интересный материал о разногодичной изменчивости (флюктуациям) луговой растительности в Голландии, особенно об изменениях, вызванных засухами и суровыми зимами. По мнению Де Фриса, классификации лугов следует основывать на сельскохозяйственных и экологических индикаторах. Основываясь на этом принципе, им выделено для Голландии 20 типов лугов с многочисленными подтипами. В дальнейшем эта классификация была усовершен-

---

зультаты изучения лугов в Голландии» (Бюлл. МОИП, отд. биолог., 47, 2, 1962) и В. Н. Макаревич «Голландские методы учета обилия видов по Де Фрису в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях (Бот. журн., 2, 1966).

[1] Де Фрисом совместно с Крюйпе (A. A. Kruijne) опубликован определитель луговых растений по вегетативным признакам (4-е издание в 1960 г.).

ствована учеником Де Фриса — Де Буром (Th. A. de Boer). В сборник включена статья Де Бура по вопросу об использовании индикаторов для целей классификации.

В 1965 г. Де Фрис в 65-летнем возрасте вышел на пенсию. Он намечает продолжать научную деятельность, но главным образом как орнитолог (им уже опубликован ряд работ о птицах, в том числе о птицах, гнездящихся на лугах). Он считает, что совместное изучение птиц и растительности может дать ценные результаты.

Помимо материалов, относящихся к характеристике научной деятельности Де Фриса, в сборник включены 14 статей учеников и друзей Де Фриса, в которых используются его идеи или разработанные им методы. В сборник вошли статьи с описанием травянистой растительности различных регионов: Суринама, Квинследа, Нигерии, Арден (Бельгия), Пиренеев (Франция); работы по изучению влияния на луговую растительность различных воздействий человека, по охране природы, по некоторым общим вопросам фитоценологии. В целом сборник представляет значительный интерес, в особенности для исследователей травянистой растительности.

Т. А. Работнов.

Институт кормов.
п/о Луговая Московской обл.

(Получено 14 V 1966).

УДК 019.941 : 581.9 (55)

Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge: Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord-Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan. Herausgegeb. von K. H. Rechinger. Lief. 1—15. Graz. Akademische. Druck- u. Verlagsanstalt, 1963—1965. **(Флора Ирана.** Под ред. К. Х. Рехингера).

С 1 рисунком

I. T. VASSILCZENKO. FLORA IRANICA. FLORA DES IRANISCHEN HOCHLANDES UND DER UMRAHMENDEN GEBIRGE: PERSIEN, AFGHANISTAN. TEILE VON WEST-PAKISTAN, NORD-IRAQ, AZERBAIDJAN, TURKMENISTAN. (1963—1965).

Директор Ботанического отдела Естественно-исторического музея в Вене К. Х. Рехингер (Prof. D-r K. H. Rechinger, Naturhistorisches Museum, Botanische Abteilung, Wien 1, Burgring 7) предпринял издание крупной коллективной работы «Flora Iranica». Эта флора охватывает территорию не только собственно Ирана, но и Афганистана, а также горную часть Западного Пакистана, горную северную часть Ирака, горные южные части Азербайджанской ССР (Талыш) и Туркменской ССР (Копет-Даг, Бадхыз) с флорой, родственной флоре Ирана. «Flora Iranica» издается на латинском языке, в ее составлении принимают участие ботаники различных стран мира.

«Flora Iranica» издается отдельными выпусками (тетрадями) по мере подготовки их авторами. С начала издания (1963 г.) уже опубликовано 15 выпусков общим объемом 361 страница с 90 таблицами рисунков. Каждое семейство, как правило, публикуется в отдельном выпуске. Это способствует ускоренному выходу выпусков и кардинальному решению вопроса, по какой системе издавать «Флору».

Каждый ботаник может расположить и сброшюровать выпуски в порядке той системы, какую он считает наиболее правильной, вплоть до «простейшей системы» расположения семейств по алфавиту. К настоящему времени (май 1966 г.) опубликованы следующие выпуски «Flora Iranica».

1) **Ephedraceae** (1963),[1] автор Х. Ридл (H. Riedl, Вена). Обработан 1 род *Ephedra* (10 видов); 2) **Araceae** (1963), автор Х. Ридл (Riedl, Вена). Обработано 5 родов: *Biarum* (3),[2] *Arum* (8), *Eminium* (5), *Arisaema* (3), *Pistia* (1), *Acorus* (1); 3) **Convolvulaceae** (1963), автор К. Х. Рехингер (K. H. Rechinger, Вена). Обработано 6 родов: *Evolvulus* (1), *Cressa* (1), *Seddera* (1), *Convolvulus* (57), *Calystegia* (3), *Ipomoea* (3); 4) **Tamaricaceae** (1964), автор Елена Шиман-Чейка (Helene Schiman-Czeika, Вена). Обработано 3 рода: *Reaumuria* (11), *Tamarix* (35), *Myricaria* (3); 5) **Orobanchaceae** (1964), автор Х. Шиман-Чейка (Вена). Обработано 3 рода: *Anoplon* (1), *Orobanche* (47), *Cistanche* (8); 6) **Euphorbiaceae** (1964), автор К. Х. Рехингер (Вена). Обработано 6 родов: *Andrachne* (10), *Phyllanthus* (3), *Chrozophora* (4), *Mercurialis* (2), *Ricinus* (1), *Euphorbia* (98); 7) **Onagraceae** (1964), автор П. Х. Равен (P. H. Raven, г. Стендфорд, Калифорния). Обработано 4 рода: *Circaea* (1), *Oenothera* (1), *Ludwigia* (2), *Epilobium* (29); 8) **Cuscutaceae** (1964), авторы Т. Г. Юнкер (T. G. Yuncker, Индиана, США) и К. Х. Рехингер (Вена). Обработан 1 род *Cuscuta* (24); 9) **Primulaceae** (1965), автор П. Венделбо (P. Wendelbo, Берген — ныне Гётеборг, — *И. В.*). Обработано 9 родов: *Primula* (17), *Dionysia* (30), *Cortusa* (2), *Androsace* (8), *Cyclamen* (1), *Lysimachia* (5), *Anagallis* (1), *Glaux* (1), *Samolus* (1); 10) **Caprifoliaceae** (1965), автор П. Венделбо. Обработано 4 рода: *Sambucus* (3), *Viburnum* (3), *Abelia* (1),

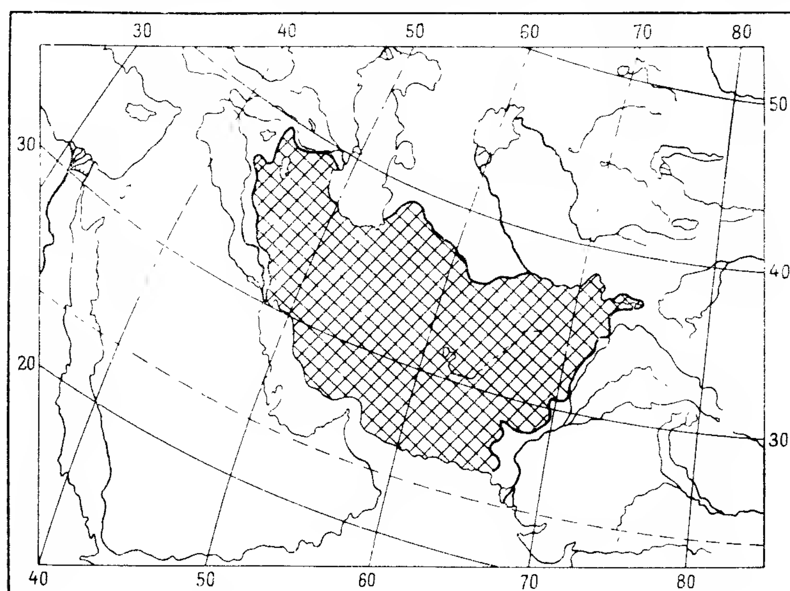
---

[1] Всюду после названия семейства в скобках стоит год выхода в свет данного выпуска.

[2] Цифры в скобках после родовых названий обозначают число видов, относящихся к роду.

Lonicera (19); 11) **Ericaceae** (1965), автор П. Венделбо. Обработано 2 рода: *Rhododendron* (2), *Vaccinium* (1); 12) **Taxaceae** (1965), автор Х. Ридл (Вена, Австрия). Обработан 1 род *Taxus* (2); 13) **Campanulaceae** (1965), автор К. Х. Рехингер. Обработано 8 родов: *Symphyandra* (1), *Zeugandra* (1), *Codonopsis* (2), *Legousia* (4), *Campanula* (57), *Diosphaera* (1), *Asyneuma* (12), *Mindium* (4): 14) **Pinaceae** (1965), автор Х. Ридл. Обработано 4 рода: *Abies* (2), *Picea* (1), *Cedrus* (1), *Pinus* (8); 15) **Plantaginaceae** (1965), авторы А. Патцак и К. Х. Рехингер (A. Patzak et K. H. Rechinger, Вена). Обработан 1 род *Plantago* (28).

«Flora Iranica» построена по следующему плану. После названия семейства цитируется его первоописание и затем приводится в хронологическом порядке список важнейшей литературы и авторские замечания, касающиеся системы данного семейства. Затем следует ключ для определения родов и характеристика родов, расположенных по системе Энглера. Для каждого рода дается цитата его первоописания, краткий диагноз, список важнейшей литературы по систематике данного рода и ключ для определения видов. Далее перечисляются виды с цитатой первоначального описания каждого вида, указываются важнейшие синонимы (с цитатами их описаний) и дается перечень



Территория, охватываемая изданием «Flora Iranica».

всех известных местонахождений данного вида (при этом указываются не только пункты сборов, но и фамилии коллекторов, высоты над ур. м.). Все местонахождения группируются по странам: Persia, Afghania, Pakistania, Iraq, Talish (Талыш АзССР), Turcomania (Туркменская ССР, имеется в виду ее горная часть). Характеристика вида заканчивается справкой о его общем распространении. Наблюдаются известные отступления от изложенного плана: так, например, некоторые авторы приводят и краткие диагнозы видов, другие же этого не делают. Эти отступления нисколько, однако, не отражаются на общей композиции рассматриваемой нами «Флоры». В конце каждого выпуска дается алфавитный указатель всех латинских названий, фигурирующих в данном выпуске (причем синонимы берутся в скобки), а также таблицы и. как правило, хорошо выполненные фотографии и рисунки, иллюстрирующие текст. На последней странице обложки каждого выпуска дается алфавитный список всех семейств иранской флоры. Названия уже опубликованных семейств печатаются курсивом.

Интересно отметить, что именные видовые эпитеты пишутся во «Flora Iranica» с прописной буквы, а не со строчной.

В противоположность многим зарубежным флористическим работам советская литература в рассматриваемом издании нашла достаточно полное отражение. Здесь цитируются все основные наши издания, имеющие отношение к «Flora Iranica» («Флора СССР», ряд региональных флор, Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР, Ботанические материалы Гербария БИНа, «Новости систематики высших растений» и др.).

Авторы «Flora Iranica» сумели, как нам кажется, занять правильную позицию в отношении объема вида. Здесь нет излишнего дробления вида, в ряде случаев признаются подвиды и разновидности; внутриродовые группировки видов обычно доводятся лишь до секций (подсекций). «Flora Iranica» издается на хорошей бумаге с красивым стандартным оформлением каждого выпуска, очень удачен подбор шрифтов.

Как известно, территория, охватываемая этой флорой, долгое время оставалась в флористическом отношении в значительной мере «terra incognita». А между тем по оригинальности и богатству флора этой территории представляет исключительно большой интерес особенно для советских ботаников, занятых разработкой вопросов систематики и истории происхождения флоры СССР, а также изучением естественных растительных ресурсов (в широком смысле этого слова). Следовало бы поставить вопрос о воспроизведении этого издания фотомеханическим способом для широкого использования его советскими ботаниками или даже о переводе на русский язык. Проф. Рехингер приглашает советских систематиков принять участие в работе над «Flora Iranica».

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 V 1966).

УДК 019.941 (720./727) : 581.145 : 58

I. C. Langman. A selected guide to the literature on the flowering plants of Mexico. Philadelphia, University of Pennsylvania Press, 1964 : 1015. (A Morris Arboretum monograph). $ 25.00. (**А. К. Лангман.** Путеводитель по избранной литературе о цветковых растениях Мексики. 1964).

D. V. LEBEDEV. (Review) *I. C. LANGMAN.* A SELECTED GUIDE TO THE LITERATURE ON THE FLOWERING PLANTS OF MEXICO. (1964)

Книга Айды Лангман — одна из наиболее фундаментальных работ в области мировой ботанической библиографии, опубликованных за последние годы. Кроме того, она отличается рядом ценных и интересных методических особенностей. Поэтому целесообразно ознакомить с ней советских ботаников, хотя лиц, так или иначе занимавшихся или занимающихся мексиканскими растениями, среди них довольно мало.

Работа над библиографическим указателем была начата автором еще в 1946 г. В целях сбора материала были обследованы многочисленные библиотеки США и Мексики, в том числе и частные собрания книг. Список их с условными сокращениями названий библиотек приведен на стр. 17—19. Были также просмотрены все основные библиографические указатели. Их список, включающий 359 названий, помещен на стр. 25—32. Список журналов и серийных изданий, статьи из которых включены в библиографию, вместе с принятыми сокращениями их названий занимает стр. 33—61.

Основную часть библиографии составляют описания работ, помещенные на стр. 65—857. Они расположены в алфавите фамилий авторов, а работы каждого автора — в хронологическом порядке. Библиографические описания сопровождаются во всех необходимых случаях краткими аннотациями. В них не раскрывается содержание работы в целом, а лишь выделяются те ее моменты, которые существенны для данного указателя. Для более редких изданий указывается их местонахождение (приводятся сиглы библиотек). В связи со сложностью испанских фамилий и частым употреблением их в разных формах большое место занимают отсылки к той ее форме, под которой даны все работы того или иного автора. В конце списка под рубрикой «Anonymous» помещены работы, для которых не указан автор (т. е. как действительно анонимные, так и имеющие коллективного автора). Под рубрикой «Various» объединены сборники статей.

Сами описания достаточно полные и точные, почти без исключения они основываются на просмотре материала самим составителем. В некоторых случаях слишком длинные заглавия сокращены. Заглавия русских работ даны в переводе на английский, французский или немецкий языки (в соответствии с языком резюме или содержания журнала).

Свыше 150 страниц (859—1015) занимает детальнейший вспомогательный алфавитный указатель. В нем в общем алфавите расположены латинские и народные названия таксонов, географические названия, предметные и другие рубрики, с отсылками непосредственно к фамилиям авторов публикаций и к годам их издания или же к другим рубрикам указателя. Так, вся литература, касающаяся определенного семейства, сосредоточена под его названием (с отсылками в соответствующих местах от родовых названий). Внутри же семейства сначала расположены ссылки на работы общего характера, а затем на работы, относящиеся к отдельным родам. Казалось бы, довольно сложная система рубрик благодаря ее строго алфавитному расположению и обилию перекрестных ссылок дает возможность достаточно быстро находить информацию, необходимую исследователю.

Большое значение библиографии определяется тем, что в нее включены не только описания работ, посвященных систематике и географии растений, произрастающих в Мексике, их хозяйственному значению и использованию. Здесь широко представ-

лена также литература по морфологии мексиканских растений (включая анатомию, цитологию и эмбриологию), их генетике и экологии.

При этом в библиографии представлены не только работы, специально посвященные Мексике, но и труды более широкого содержания, включающие материалы, так или иначе относящиеся к флоре Мексики. Такой характер носят, в частности, исследования советских авторов, нашедшие место в библиографии, — Н. И. Вавилова, Е. В. Вульфа, А. Л. Тахтаджяна, П. М. Жуковского, а также многих других ботаников, в том числе и ботаников XIX века.

Библиография Айды Лангман имеется в справочно-библиографическом отделе Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 IV 1966).

УДК 019.941 : 92 : 581.9

М. М. Шенникова, Р. В. Бобровский. *Жизнь для науки.* Очерк о жизни и деятельности Александра Петровича Шенникова. 1888—1962. Северо-Западное книжное издательство, 1964, 80 стр. Тираж 4 тыс. экз. Цена 9 коп.

K. D. DMITRIYEVSKY. *M. M. SHENNIKOVA, R. V. BOBROVSKY.* LIFE FOR SCIENCE. AN OUTLINE OF THE LIFE AND WORK OF ALEXANDR PETROVICH SHENNIKOV, 1888—1962. (1964)

Александр Петрович Шенников, по определению акад. В. Н. Сукачева, занял одно из самых видных мест среди крупнейших геоботаников и фитоценологов не только нашего Союза, но и всего мира.

Жизненному и творческому пути этого замечательного ученого посвящена небольшая, но весьма содержательная и ярко написанная книга «Жизнь для науки». Авторы ее — вдова ученого, М. М. Шенникова, и доцент Вологодского педагогического института Р. В. Бобровский знакомят читателя с деятельностью Александра Петровича, начиная с первых полевых исследований в юношеские годы в долинах рек бассейна Северной Двины и до подготовки к печати последнего капитального труда «Введение в геоботанику».

Выходец из Велико-Устюгского уезда Вологодской губернии А. П. Шенников с детства полюбил родную природу. Эта первая и неизменная любовь привела его в 1907 г. в аудиторию естественного отделения физико-математического факультета Петербургского университета. Уже в студенческие годы Александр Петрович публикует свою первую научную работу, которая определила главное направление будущих исследований ученого: он посвятил себя луговедению.

Исследование растительного покрова Севера, Симбирской губернии, интенсивная преподавательская работа в высшей школе явились основным содержанием деятельности А. П. Шенникова до революции.

После великого Октября Александр Петрович неизмеримо расширяет свои исследования, создает школу геоботаников-луговедов. В послереволюционный период своей деятельности от частных исследований он приходит к познанию общих закономерностей.

Как отмечают авторы рецензируемой книги, он выясняет общие особенности образования и развития пойменных лугов, характер влияния выпаса скота на луговую растительность, сезонные и многолетние изменения луговой растительности и ряд других вопросов. В работах 1919—1930 гг. было обосновано разделение лугов в каждой из зон поймы (прirечная, центральная, притеррасная) на основании экологических признаков на луга низкого, среднего и высокого уровней. Это расчленение лугов прочно вошло в луговедение и используется до настоящего времени. А. П. Шенников установил основные закономерности влияния зональных факторов на пойменные луга, определил фенологические стадии периода вегетации лугового сообщества, разработал метод графического изображения сезонных изменений растительного сообщества (метод фенологических спектров). Вместе с В. Н. Сукачевым Шенников явился основоположником экспериментальной геоботаники в СССР. На основании трудов Александра Петровича были разработаны широко применяемые в наше время рекомендации по улучшению лугов.

В 1938—1941 гг. Шенников публикует монографии «Луговая растительность СССР» и «Луговедение». В них наряду с другими новыми идеями он провел принцип классификации растительности «по признакам самой растительности, а не по типам местоположений, как было принято ранее. . . Этот принцип классификации стал наиболее популярным в геоботанических кругах и применяется в настоящее время для классификации не только луговой, но и других типов растительности» (стр. 41).

Энергичная деятельность Александра Петровича продолжалась и в годы Великой Отечественной войны; в частности, она развернулась на научной базе Борок (ныне Институт биологии внутренних вод АН СССР). Проведенные здесь, на берегу Рыбинского водохранилища исследования «явились вкладом в экспериментальную геоботанику, ибо само создание водохранилища использовалось как грандиозный эксперимент, поставленный человеком над природой».

Один из интереснейших выводов, сделанный на основании экспериментальных работ в Борке, заключался в том, что экологический (возможный) ареал вида — возможные географические и топографические пределы его распространения — шире его биоценотического (фактического) ареала» (стр. 49).

Итогом экспериментального изучения взаимоотношений растений и окружающей среды явился опубликованный в 1950 г. университетский учебник «Экология растений», переизданный позднее во многих зарубежных странах.

После войны А. П. Шенников продолжал свою работу в Ленинграде. Его научные заслуги были широко отмечены орденами и медалями, почетными званиями. В 1946 г. Александр Петрович был избран членом-корреспондентом АН СССР.

Кипучая деятельность Александра Петровича оборвалась в 1962 г. во время подготовки к печати новой капитальной монографии «Введение в геоботанику», которая вышла в свет уже после смерти автора.

О широте и глубине его научных интересов дает представление и содержание рецензируемой книги, и приложенная к ней прекрасно составленная библиография трудов ученого, и небольшая, но весьма впечатляющая картосхема путешествий А. П. Шенникова, районов его исследований, стационарных работ.

Выпуском интересной книги «Жизнь для науки» земляки достойно отметили память выдающегося советского ученого.

К. Ю. Дмитриевский.

Ленинград.

(Получено 26 II 1966).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92

ГЕОРГИЙ ВЛАДИМИРОВИЧ МИКЕШИН

(*1911—1965*)

N. S. ALIANSKAYA, T. B. VERNANDER AND I. L. KRYLOVA.
GEORGIY VLADIMIROVICH MIKESHIN

22 апреля 1965 г. после тяжелой продолжительной болезни скончался Георгий Владимирович Микешин, старший научный сотрудник Главного ботанического сада АН СССР.

Безвременно, в полном расцвете творческих сил ушел из жизни талантливый ботаник, отдавший много сил и энергии изучению растительности горных районов Советского Союза и Юго-Восточной Азии.

Г. В. родился 11 мая 1911 г. в г. Рославле в семье врача. В школьные годы он часто гостил у своих родственников в Крыму. Там он увлекался сбором растений в горах. Со временем это увлечение переросло в глубокий интерес к изучению флоры и растительности.

В начале 40-х годов Г. В. Микешин работал на лесной опытной станции Кавказского государственного заповедника под руководством А. В. Кожевникова, которого он считал своим главным учителем.

В 1930 г. Г. В. Микешин поступил в Московский университет, а уже в 1932 г. окончил его по специальности геоботаники. С 1933 и по 1939 г. он работал во Всесоюзном научно-исследовательском институте каучука и гуттаперчи. В этот период он участвовал в Крымской, Каратавской и Туркестанской экспедициях института, изучавших природные заросли крым-сагыза и тау-сагыза.

В 1934 г. Г. В. поступил в аспирантуру при кафедре геоботаники Московского университета. Темой своей диссертации он избрал изучение зарослей тау-сагыза как элемента растительности Сыр-Дарьинского Каратау. Выявленные Микешиным флорогенетические связи, своеобразный фитоценотический строй растительности и ярко выраженные здесь формообразовательные процессы показали самобытность флоры и растительности исследованного им района.

Руководитель Г. В. — проф. В. В. Алехин высоко оценил диссертацию Микешина. В своем отзыве он отметил, что «работа представляет выдающийся интерес как по самой теме, так и по ее разработке. При описании растительности произведен тонкий экологический и фитоценологический анализ, чего обычно не было до сих пор в работах по Средней Азии».

Одним из итогов исследования тау-сагыза была разработка эволюционной истории группы таксонов рода *Scorzonera* L., относящихся к секции *Egregiae* (Kult.) Lipsch., понимаемых Г. В. Микешиным как самостоятельные виды. В настоящее время (Флора СССР, т. XXIX, 1964 : 54) они вновь объединяются в один полиморфный вид *Scorzonera tau-saghys* Lypsch. et Bosse.

Г. В. намечает две основные линии развития этих мелких видов: 1) ксероморфоз органов и 2) эфемеризация цикла развития. Он подчеркивает, что понимаемые им виды тау-сагыза разновозрастны. Их историю он дает на фоне геологической истории гор Каратау.

Работа в горах Средней Азии определила основное направление интересов Г. В.

В 1939 г., по окончании Микешиным аспирантуры, Б. А. Келлер пригласил его на работу в Московский ботанический сад АН СССР. Основоположник советской динамической экологии, Келлер несомненно оказал большое влияние на формирование исследовательской мысли Микешина.

В начале 1941 г. на Биологическом факультете Московского университета Г. В. успешно защитил диссертацию на соискание степени кандидата биологических наук.

Во время Великой Отечественной войны, когда коллектив Ботанического сада АН СССР находился в Ашхабаде, Г. В. продолжал изучение горной растительности Средней Азии.

Внимание его привлекает хребет Копет-Даг, образующий юго-западную границу среднеазиатских пустынь. Результатом исследования этого района были статьи по растительности горных степей и горных пустынь Копет-Дага. В них Г. В. характеризует экологическую приуроченность, структуру и историю формирования основных фитоценозов Копет-Дага и приводит ботанико-географический анализ флоры этого района. Изучение горной растительности Копет-Дага укрепляет интерес Г. В. к выяснению закономерностей вертикальной поясности в горах.

Еще в своей диссертационной работе Г. В. разбирает вопрос о вертикальной зональности. Он вскрывает противоречия в исследованиях этого вопроса и дает свое определение растительного пояса. Разработка теории поясов растительности проходит красной нитью через весь научный путь Г. В. Микешина. По его мнению, растительный пояс в горах — это «комплекс растительных типов, закономерно соподчиненных, развертывающихся по основным типам местообитаний и составляющих поясной экологический ряд данной горной ступени». Сходство между растительными зонами и растительными поясами обусловлено не только физико-географическими причинами, но и историческими: и тот, и другой растительный комплекс представляют определенный этап эволюции и расселения элементов растительности. Современная структура растительного пояса — результат длительного исторического процесса, не менее длительного и сложного, чем история формирования растительности какой-либо зоны. Каждый пояс характеризуется руководящим поясным типом, т. е. типом растительности, который занимает открытые мелкоземистые склоны и горные плато без дополнительного группового увлажнения. Кроме того, в пределах пояса существуют растительные типы, связанные с особыми эдафическими, геоморфологическими и другими условиями. При определении типа вертикальной поясности необходимо в первую очередь учитывать смену руководящих поясов типов растительности.

Эти положения впервые были изложены в статье «К теории высотных растительных поясов» (1945). В дальнейшем на этой теоретической основе был проведен анализ высотных растительных поясов Западного Тянь-Шаня (1948). Для каждого пояса были описаны руководящие типы растительности и их эдафические и орографические варианты. Дан ботанико-географический анализ этих типов и рассмотрен процесс их исторического развития в послеледниковое время.

В предвоенные и военные годы Г. В. возглавил ряд экспедиций в различные районы Советского Союза (центральная часть РСФСР, Средняя Азия, Урал, Приморье). Прекрасное знание флоры и широкая ботанико-географическая подготовка дали возможность Г. В. Микешину обогатить коллекционный фонд Московского ботанического сада АН СССР редкими и ценными полезными растениями.

В экспедициях Г. В. работал с увлечением, юношеским задором и необыкновенной любовью к своему делу. Он часто повторял слова своего учителя В. В. Алехина: «Чтобы видеть, надо знать куда смотреть». По сборам Г. В. Микешина им самим и сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР описан ряд новых видов *Aquilegia caratavica* G. Mik., *Dryopteris mindschelkensis* G. Mik., *Saussurea mikeschinii* Iljin и др.

С 1945 г., после реорганизации Московского ботанического сада в Главный ботанический сад АН СССР (ГБС), жизнь и научная деятельность Г. В. Микешина неразрывно связана с этим Садом. В разработке его генерального проекта он принял большое участие. В дальнейшем Г. В. проводит огромную работу по пополнению коллекций Сада и организации его экспозиций.

Изучение основных закономерностей вертикальной поясности и конкретное знание растительности различных горных систем Советского Союза с их разнообразными природными условиями, экологических ниш и типов растительности сыграли большую положительную роль в разработке Г. В. Микешиным проблемы интродукции хозяйственно ценных растений.

В 1950 г. Г. В. принял на себя научное руководство Отделом тропических и субтропических растений ГБС.

Будучи прекрасным знатоком флоры и широкоэрудированным ученым, он возглавил работу по подбору видов, перспективных для введения в культуру в СССР. Под его руководством и при непосредственном его участии проводилось описание и определение живых коллекций Отдела и была опубликована книга «Тропические и субтропические растения» (Краткие итоги интродукции в оранжерее Главного ботанического сада).

С 1950 по 1953 г. Г. В. руководил Среднеазиатской комплексной экспедицией Совета по изучению производительных сил АН СССР с целью введения в культуру чайного растения в Средней Азии. Работы проводились в четырех среднеазиатских республиках комплексно, при участии геоботаников, геоморфологов, климатологов, почвоведов и экономистов. Предшествующие работы Института субтропических культур не дали положительных результатов, так как географические посевы чая были размещены на карбонатных почвах. Г. В. Микешину было ясно, что благоприятные результаты по интродукции чайного растения могут быть получены только в том случае, если посевы его сосредоточить в горах на участках с кислыми почвами и устойчивым глубоким снеговым покровом, служащим защитой для растений зимой. Средняя Азия с ее разнообразными типами горной поясности и различным расположением горных цепей по отношению к влажным ветрам представляла богатый материал для выбора. В результате работы экспедиции в горных районах Киргизии, в нижней полосе ореховых лесов и в Западном Тянь-Шане, по склону Пскемского хребта, на абсолютных высотах в пределах 1200—1300 м были найдены большие массивы чаепригодных земель. Опытные географические посевы чайного растения на таких землях подтвердили возможность его культуры в этих районах. Работы по изучению возможности культуры чая в Советском Союзе еще раз убедили Г. В., что горные страны представ-

ляют неисчерпаемые возможности для интродукции новых видов. Горы же могут стать богатейшим источником новых интродуцентов.

Г. В. Микешин прекрасно знал тропическую флору. Поэтому его направили в 1958 и 1960 гг. в Китайскую Народную Республику для научно-технической помощи в изучении лекарственных растений и введении их в культуру.

Г. В. с увлечением изучает растительность Китая и его богатейшую и разнообразнейшую флору. Он придавал большое значение неисчерпаемым возможностям этой страны как фонда для интродукции новых полезных растений.

Экспедиционные исследования в провинциях Гуандун, Гуанси и Юньнань позволили Г. В. Микешину изучить состав лекарственных и других полезных растений тропической и субтропической зон Китая.

Особенно привлекает его внимание горная флора Южного Китая. Почти вся его территория лежит в пределах тропической зоны, но значительная часть юга Китая занята горными хребтами с абсолютными высотами 2000—3000 м. По горным хребтам, имеющим почти меридиональное направление и постепенно понижающимся к югу, многие тропические роды заходят далеко к северу. Муссонный тип климата с отчетливо выраженным сухим зимним периодом обусловил формирование у растений сезонной ритмики с более или менее глубоким зимним периодом покоя, повышающим их зимостойкость. Для Г. В. было ясно, что здесь в процессе вековой акклиматизации самой природой вырабатывались более холодостойкие формы растений тропического родства.

Г. В. отмечает, что «в Китае далее от экватора, чем где-либо, удается культура многих тропических растений: кокосовой пальмы, пальмы арека, масличной пальмы, манго, таро, хлебного дерева, гевеи, кофе и др. Семена этих осеверенных в Китае тропических растений, полученные с экземпляров, выращенных в наиболее северных или высоко в горах расположенных пунктах, представляют огромный интерес для дальнейших опытов по ступенчатой акклиматизации».

Г. В. выделяет роды и виды, заслуживающие первоочередной интродукции в районы субтропического растениеводства СССР. Он обращает внимание на новые пищевые, технические и лекарственные растения, на виды, которые можно использовать в селекционной работе, на китайские декоративные виды, культура которых наверняка окажется возможной в Советском Союзе.

При выборе возможных интродуцентов Г. В. анализирует весь комплекс природных условий, в которых они растут, не только климат и почвы, но также и сообщества, жизненную форму (наиболее перспективны хамефиты, криптофиты и терофиты), особенности ритма развития.

Большое значение Г. В. придает также выбору наиболее пригодных для интродукции районов. С этой целью он анализирует не только природные условия этих районов, но и набор уже интродуцированных туда растений.

В результате обработки материалов по Китаю была написана работа объемом 14 печатных листов — «Интродукционные фонды юга Китая», в которой рассматривается свыше 2000 видов полезных растений. Рукопись сдана в печать.

Продолжением работ по изучению растительности Юго-Восточной Азии была экспедиция 1963 г. в Демократическую Республику Вьетнам. Экспедиция была организована с целью изучения растительных ресурсов и выяснения запасов полезных растений, имеющих значение для внешней и внутренней торговли ДРВ.

Флора Вьетнама интересовала Г. В. так же, как источник возможных интродуцентов для районов субтропического растениеводства СССР. Вместе с вьетнамскими ботаниками Г. В. Микешин совершил семь экспедиционных маршрутов, охвативших всю страну от северной границы до 17-й параллели. Общая протяженность маршрутов была 10 тыс. км, из них около 1 тысячи пешком по горным тропическим лесам, саваннам и болотам, без дорог и троп. Напряженная работа в труднейших климатических условиях продолжалась целый год. В результате был собран обширный материал: около 3000 листов гербария, живые растения и большой описательный материал. Г. В. задумал и начал капитальный научный труд, посвященный анализу флоры Юго-Восточной Азии. Завершить обработку вьетнамских материалов он уже не успел.

В течение всей своей жизни Георгий Владимирович проводил большую научно-общественную работу. Он был активным членом одной из секций Научного совета по проблеме «Исследование и преобразование природы для комплексного исследования естественных ресурсов» при Государственном комитете Совета Министров СССР по координации научно-исследовательских работ, членом Всесоюзного ботанического общества и Географического общества СССР, Московского общества испытателей природы. Будучи ученым секретарем Совета ботанических садов СССР, Г. В. проводил большую научно-организационную работу. Он принимал участие в работе Комиссии по охране природы при Президиуме АН СССР.

При первом же знакомстве с Г. В. поражала его увлеченность делом, которая передавалась окружающим. Работа всегда стояла у него на первом месте, в любое дело вкладывалась его душа.

Большие знания Г. В. никогда не лежали под спудом, он всегда радовался любой возможности поделиться ими, своей любовью к растениям с другими. Около 20 лет он читал курс лекций и проводил практические занятия по географии и экологии растений в высших учебных заведениях (на заочном отделении Географического факультета Московского университета и Московского педагогического института им. В. И. Ленина, в Московском городском заочном педагогическом институте), руководил аспирантами и дипломниками. Г. В. написал ряд методических пособий по географии растений для студентов-заочников (1950, 1951, 1953, 1956 гг.).

Став научным руководителем Отдела тропических растений ГБС, а затем его заведующим, Г. В. читал для сотрудников специальный курс лекций по географии растений тропиков и субтропиков. В лекциях уделялось особое внимание биологическим особенностям полезных растений, способствующим их интродукции (скороспелость, скоророслость, высокая продуктивность).

Г. В. организовал научный семинар, а также специальные занятия для садоводов и рабочих Отдела. Им были подготовлены первые экскурсоводы по оранжерее ГБС, под его руководством и с его непосредственным участием написан самый полный путеводитель по оранжерее.

Естественным результатом работы в Отделе явились лекции и занятия, проведенные Г. В. для специалистов КНР и ДРВ, касающиеся главным образом лекарственных растений.

Настоятельная потребность быть полезным другим не оставляла Г. В. даже в самый тяжелый период болезни, до последних дней жизни. Сам же он всегда боялся обременять других. Для своих сотрудников Г. В. был в первую очередь учителем и старшим товарищем.

В жизни Г. В. был очень скромным и даже застенчивым человеком. Очень требовательный к себе, он, к сожалению, не успел опубликовать очень многих своих работ, считая их еще недостаточно подготовленными для печати. Преждевременная смерть не позволила ему развить многие высказывавшиеся им идеи. Человек принципиальный, Г. В. не терпел поверхностного отношения, небрежности и карьеризма в науке.

Отдавая большую часть своей жизни работе, Г. В. также очень интересовался литературой и искусством. Он сам писал стихи и знал на память огромное множество стихов своих любимых поэтов. Декламировать их он мог часами. Все, кто работал в экспедициях с Г. В. Микешиным, помнят такую картину: вечер, вернувшись из трудного маршрута, некоторые уже отдыхают, а Г. В., окончив записи в дневнике, у костра читает стихи Блока, Волошина, Гумилева, Фета.

Память о Георгии Владимировиче Микешине, талантливом, широкоэрудированном ученом, всегда готовом помочь другим в работе и словом, и делом, надолго сохранится среди его товарищей и учеников.

СПИСОК РАБОТ Г. В. МИКЕШИНА

1944

Эволюционная история тау-сагыза. Реферат. Реф. раб. учрежд. Отд. биолог. наук АН СССР за 1941—1943 гг. Изд. АН СССР : 74—75.

Горные пустыни Копет-Дага. Реферат. Там же : 75.

Горные степи Копет-Дага. Реферат. Там же : 75—76.

Использование зелени диких съедобных растений, содержащих витамины. Реферат. Там же : 76.

Условия произрастания и плотность зарослей китайского лимонника. Реферат. Там же : 76.

1945

К теории высотных растительных поясов. Реферат. Реф. научно-иссл. работ за 1944 г. Отд. биолог. наук АН СССР. Изд. АН СССР : 51.

1946

Ковыльно-типчаковые степи Копет-Дага. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 51, 3 : 78—87.

Полынные пустыни Копет-Дага. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 51, 6 : 59—69.

1947

Новый вид аквилегии Сыр-Дарьинского Каратау. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 52, 4 : 87—88.

1948

К динамике высотных растительных поясов Западного Тянь-Шаня. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 53, 3 : 35—45.

1950

В. В. Алехин. БСЭ, 2 : 97.

Алтай (растительность). Там же : 138—139.

Альпы (растительность). Там же : 182—183.

Аляска (растительность). Там же : 203.

Контрольные работы по географии растений для студентов-заочников педагогических институтов. Учпедгиз, 30 стр.

1951

Учебно-полевая практика по географии растений. В кн.: С. А. Монин и Г. В. Микешин. «Учебно-полевая практика по географии почв и географии растений». Учпедгиз : 41—63.

1953

Контрольные работы по географии растений для студентов-заочников 11 курса географических факультетов педагогических институтов. Учпедгиз, 37 стр.

1955

Перекати-поле. БСЭ, 32 : 411.
Пояса растительности. БСЭ, 34 : 336—337.
Приснежные растения. Там же : 539.
Притчардия. Там же : 545.
Пришлые растения. Там же : 554.
Ратания. БСЭ, 36 : 112.
Раффлезия. Там же : 123.
Ремнецветник. Там же : 357.
Ремнецветные. Там же : 357.
Ротанг. БСЭ, 37 : 256.
Сальное дерево. Там же : 641—642.
Сарсапарель. БСЭ, 38 : 121.
Серебряное дерево. Там же : 557.
Основные итоги работ по испытанию опытной культуры чая в Средней Азии. В сб.: Вопросы культуры чая в новых районах СССР. Изд. АН СССР, М. : 119—134.

1956

Эколого-географические предпосылки культуры чая в Средней Азии. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, 5 : 3—10.
Геоботаническая и почвенная характеристика районов опытной культуры чайного растения в Средней Азии. Там же : 71—78.
Результаты и дальнейшие перспективы опытной работы с чайным растением в Средней Азии. Там же : 152—167.
Учебно-полевая практика по географии растений. В кн.: И. И. Никшич, С. А. Монин, Г. В. Микешин. «Учебно-полевая практика по исторической геологии, географии почв и географии растений». Учпедгиз : 82—116.
Контрольные работы по географии растений для студентов-заочников 111 курса географических факультетов. Учпедгиз, 24 стр.
Субальпийская растительность. БСЭ, 41 : 173—174.
Украинская ССР (растительность). БСЭ, 44 : 73.
Флагообразные деревья. Там же : 227.
В кн.: Г. Бутце «В сумраке тропического леса». Примечания Г. В. Микешина. Географгиз.
Выступление на совещании по методам интродукции и акклиматизации, созванном Советом ботанических садов и Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР 27—31 октября 1953 г. Тр. БИНа, сер. VI, 5 : 151—159.
Путеводитель по оранжерее Главного ботанического сада АН СССР (под ред. Г. В. Микешина). Изд. АН СССР, 129 стр.
Юкка. БСЭ, 49 : 383.

1961

Тропические и субтропические растения коллекции Главного ботанического сада АН СССР (под руководством Г. В. Микешина). Изд. АН СССР, 187 стр.
Жизненная форма растений. Краткая географическая энциклопедия, 2 : 25.
Г. В. Микешин проводил большую редакционную работу. Им были отредактированы следующие книги:
А. Уоллес (1955). Тропическая природа. Географгиз.
Труды Главного ботанического сада АН СССР. (1956). т. V. Сб. работ по опытной культуре чая в Средней Азии. Изд. АН СССР, 167 стр.
В. А. Арнольди и В. А. Селезнева (1957). Орхидеи и их культура. Изд. АН СССР, 175 стр.

Н. С. Алянская, Т. Б. Вернандер и *И. Л. Крылова.*

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 28 XII 1965).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 576.3

ВЛАДИМИР ЯКОВЛЕВИЧ АЛЕКСАНДРОВ

(К 60-летию со дня рождения)

D. V. LEBEDEV AND A. G. LOMAGIN.
VLADIMIR YAKOVLEVICH ALEXANDROV. (FOR HIS 60th BIRTHDAY)

22 ноября 1966 г. исполняется 60 лет Владимиру Яковлевичу Александрову. Ему удалось сделать то, что выпало на долю лишь очень немногих биологов, а именно внести весомый вклад в познание закономерностей жизни и животных, и растений. Поэтому и зоологи, и ботаники считают его своим коллегой. Мы, естественно, основное внимание уделим ботанической стороне его научного творчества.



Но прежде всего — краткая биографическая справка.

В. Я. Александров родился 22 XI 1906 в г. Черкассы Киевской губ. В 1923 г. он окончил среднюю школу в Петрограде и поступил на биологическое отделение Ленинградского университета. Уже со второго курса В. Я. начинает специализироваться в области цитологии и гистологии под руководством Д. Н. Насонова, с которым его с тех пор на всю жизнь связали самые тесные узы дружбы и сотрудничества. В 1929 г. В. Я. кончает университет, защитив дипломную работу на тему «Цитологические исследования над щитовидной железой». В 1930 г. она публикуется в «Русском архиве анатомии, гистологии и эмбриологии», открывая список печатных работ В. Я. В 1929—1930 гг. В. Я. — сотрудник Петергофского естественнонаучного института при университете. В 1930—1934 гг. он проходит аспирантуру в Рентгеновском радиологическом и раковом институте у А. А. Заварзина. После успешного окончания аспирантуры В. Я. остается в этом институте старшим научным сотрудником, а в 1939 г. становится заведующим Лабораторией экспериментальной биологии и гистологии. Одновременно (тоже с 1934 г.) В. Я. работает старшим научным сотрудником лаборатории Института экспериментальной медицины (ИЭМ), руководимой Д. Н. Насоновым. В 1940 г. он защищает докторскую диссертацию на тему «Специфическое и неспецифическое в реакции клетки на повреждающее воздействие» и в этом же году выходит написанная им совместно с Насоновым монография «Реакция живого вещества на внешние воздействия». Впоследствии (в 1943 г.) эта работа была удостоена Государственной премии II степени.

Великая Отечественная война прервала прямую линию развития ученого. В июле 1941 г. он уходит добровольцем на фронт. После преобразования дивизий народного ополчения В. Я. направляется в медсанбат 13 стрелковой дивизии фельдшером сан-взвода, которым командовал Д. Н. Насонов. Одному из авторов настоящей статьи пришлось во время войны служить вместе с бывшими фронтовыми товарищами Д. Н. и В. Я. и с большим удовольствием услышать рассказ об их мужестве и самоотверженности. В. Я. был на фронте по ноябрь 1942 г., когда его демобилизовали как доктора наук. В 1942—1943 гг. он заведует кафедрой гистологии Ветеринарного института в г. Троицке и в 1943 г. получает ученое звание профессора. В 1943—1945 гг. работает

в Москве в Институте цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР, а в 1945 г. возвращается в Ленинград, в те же институты, где работал до войны — в ИЭМ и Рентгеновский институт. В обоих институтах он возглавляет вновь созданные цитологические лаборатории, причем в лаборатории Рентгеновского института впервые начинает исследования по физиологии растительной клетки. Но прямой линии в биографии ученого не получается и на этот раз. В 1949 г. В. Я. вынужден по независящим от него причинам покинуть Рентгеновский институт, а в 1950 г. ИЭМ (как и Д. Н. Насонов, который в это время возглавлял Институт). С октября 1950 г. по март 1952 г. В. Я. занимается литературной работой. Он переводит для Издательства иностранной литературы «Микроскопическую технику» Б. Ромейса, редактирует в Издательстве АН СССР «Избранные сочинения» своего учителя А. А. Заварзина. 10 марта 1952 г. президент АН СССР А. Н. Несмеянов выделяет Ботаническому институту им. В. Л. Комарова (БИН) для В. Я. специальную единицу старшего научного сотрудника в отделе анатомии и морфологии. Постепенно вокруг него снова собирается коллектив учеников, а в 1957 г. стараниями директора института П. А. Баранова для В. Я. создается Лаборатория цитофизиологии и цитоэкологии, ставшая ныне всесоюзным центром работ по физиологии растительной клетки. «Александровский подвал» (лаборатория В. Я. помещается, увы, в полуподвальном помещении) делается все более многолюдным, в нём появляются новые люди и новое оборудование.

Многообразна научно-общественная деятельность В. Я. Он — член Научного совета АН СССР по проблеме «Цитология», член правления Всесоюзного общества анатомов, гистологов и эмбриологов, член ученых советов Ботанического института им. В. Л. Комарова и Института цитологии АН СССР, член редколлегии журнала «Цитология», активный член Всесоюзного ботанического общества (с 1956 г.) и т. д. Большое значение имеет его работа в качестве руководителя объединенного цитофизиологического семинара в Институте цитологии в Ленинграде. В 1957—1959 гг. В. Я. был депутатом Петроградского районного совета депутатов трудящихся.

Особо нужно подчеркнуть заслуги В. Я. как педагога. Он в разные годы преподавал в Ленинградском стоматологическом институте, в 1-м Ленинградском медицинском институте, Троицком ветеринарном институте и в настоящее время преподает в Московском университете. Но главное не в этом, а в том, что делает В. Я. в своей лаборатории. Именно здесь он выращивает научную молодежь, прививает ей высокие моральные качества ученого. И делает он это прежде всего своим личным примером. Многочисленные ученики В. Я. работают ныне в разных городах страны, в ряде союзных республик.

Сейчас В. Я. Александров бесспорно один из лидеров отечественной цитологии. Но он единственный из них, кто лидирует и в животной цитологии, и в растительной. Переход гистолога, специалиста по животным клеткам, к работе на ботанических объектах может показаться на первый взгляд странным. На самом же деле В. Я., работая в БИНе, продолжает последовательно проводить концепцию, сложившуюся у него вместе с Д. Н. Насоновым в период их совместной работы. Эта концепция — денатурационная теория повреждения и раздражения клеток — была изложена в упоминавшейся выше монографии Д. Н. и В. Я. В основе денатурационной теории лежит представление о том, что на повреждающие воздействия клетки отвечают денатурационными изменениями протоплазматических белков. Реакция протоплазмы разнородных клеток на действие повреждающих агентов самой различной физической и химической природы в широких пределах однообразна, неспецифична, что связано с монотонным денатурационным реагированием повреждающихся клеточных белков. Последнее сочетается с наличием специфичных черт в действии каждого повреждающего фактора.

Всю прогрессивность подхода к белковым структурам протоплазмы как к структурам динамичным, постоянно меняющим свою конформацию, можно оценить только теперь — четверть века спустя, в свете новейших достижений молекулярной биологии.

В настоящее время В. Я., развивая дальше вопрос о специфических и неспецифических реакциях клеток на внешние воздействия, трактует его с более общих позиций. Он считает, что неспецифичное реагирование является следствием целостности, взаимосвязанности частей клетки, в то время как специфические, особенные реакции на определенные воздействия отражают расчлененность клеточной системы, ее структурную и биохимическую гетерогенность.

Положения денатурационной теории В. Я. с успехом применил для исследований в области цитофизиологии растений, которая сильно отставала от цитофизиологии животных особенно в СССР и которой были жизненно необходимы новые идеи и методы. Под руководством В. Я. и при его непременном личном участии в БИНе началось изучение устойчивости растительных клеток к повреждающим агентам, а также выяснение роли клеточной устойчивости в приспособлении растений к факторам среды. Прежде всего необходимо было экспериментально проверить и критически оценить существующие методы определения жизнеспособности растительных клеток. В 1955 г. появляется статья (Труды БИНа, сер. IV, эксперимент. бот., 10 : 308—355), в которой В. Я. описывает последовательность нарушения функций в растительной клетке при повреждении ее нагревом и четко показывает, о какой степени повреждения свидетельствует тот или иной его признак. Эта статья и посейчас служит прекрасным методическим пособием для всех, кто занимается вопросами устойчивости растений и растительных клеток.

В. Я. впервые широко использовал движение протоплазмы как очень чувствительный критерий жизнеспособности клеток самых разнообразных видов высших растений. Предложенный им метод микроскопирования клеток в маслах с показателем преломления, соответствующим показателю преломления кутикулы, позволяет наблюдать движение протоплазмы и структуру органоидов в интактных клетках листьев практически всех видов растений. Однако разработка методики была и остается лишь средством, а не целью работ В. Я. и его лаборатории. В сравнительно короткий срок В. Я. удалось получить здесь новые важные данные по физиологии устойчивости растительных клеток.

До исследований В. Я. не было ясных представлений о способности растений повышать жароустойчивость в результате предварительной тепловой обработки. Но уже в 1956 г. он представил убедительные доказательства наличия «тепловой закалки» растительных клеток. Это явление было впоследствии всесторонне изучено в лаборатории В. Я. Оказалось, что под влиянием закалки повышается теплоустойчивость самых различных функций клетки. Было установлено, что тепловая закалка является реакцией клеток на повреждающее действие нагрева и что она связана с повышением стабильности, прочности белков протоплазмы. В. Я. показал, что тепловая закалка происходит и в природных условиях и представляет собой нормальное явление для растений жарких областей. Существенной особенностью тепловой закалки оказалось происходящее под ее влиянием повышение устойчивости не только к повторному нагреву, но и к повреждающим агентам самой различной природы.

В лаборатории В. Я. были широко развернуты цитоэкологические работы — изучение роли клеток в приспособлении растений к факторам среды. Еще в 1952 г., показав на животных наличие связи между теплоустойчивостью клеток и температурными условиями жизни видов, В. Я. продемонстрировал те же закономерности на растениях. Обобщение собственных экспериментальных данных и результатов многочисленных работ, проводимых в Институте цитологии АН СССР под руководством Б. П. Ушакова, а также прекрасное знание новейших достижений молекулярной биологии позволили В. Я. в самое последнее время выдвинуть гипотезу, объясняющую биологический смысл связи между теплоустойчивостью клеток и клеточных белков и температурными условиями жизни вида. Сущность этой гипотезы схематично можно изложить так. На обширном материале было показано, что у видов, обитающих при более высоких температурах среды, большей теплоустойчивости организма соответствует более высокий уровень теплоустойчивости клеток и клеточных белков. Казалось бы, в этом нет ничего удивительного — речь идет о закономерном следствии естественного отбора. Однако загадка заключается в том, что целые организмы погибают при значительно менее высокой температуре, чем их клетки и белки. Объектом естественного отбора являются организмы, а не клетки и белки. Поэтому оставалось совершенно непонятным, почему у близкородственных видов, различающихся по теплолюбивости, различаются по своей теплоустойчивости и термолабильные, и термостабильные белки, от которых не зависит устойчивость к нагреву самих организмов.

В. Я. дал следующее объяснение этому явлению. В ряде точных экспериментов доказано, что при выполнении свойственных им функций белки-ферменты меняют свою конформацию (пространственную конфигурацию). Для изменения конформации белковой молекулы необходима определенная степень гибкости отдельных ее звеньев. Если белкам приходится работать при более высокой температуре, молекулы их не должны быть избыточно гибкими, чтобы тепловые колебания не мешали белкам сохранять нужную конформацию. При относительно низкой температуре, наоборот, работе белковых молекул не должна препятствовать избыточная жесткость, ибо тогда они не смогут приобретать нужную конформацию. Отбор приводит в соответствие с температурой окружающей среды уровень гибкости белковых молекул. Этот же показатель находится в количественном соответствии с устойчивостью белковых молекул к денатурирующему действию нагрева. Таким образом, соответствие теплоустойчивости белков и зависящей от нее теплоустойчивости клеток температурным условиям среды обитания является вторичным результатом отбора определенного уровня гибкости, от которого зависит нормальная работа ферментов при обычных температурных условиях жизни организмов.

Проведенное В. Я. и его сотрудниками изучение сезонных изменений устойчивости клеток разных видов высших растений показало, что при холодовой закалке, кроме повышения холодоустойчивости, происходит уменьшение чувствительности клеток к самым различным повреждающим агентам. Иначе говоря, холодовая закалка, как и тепловая, может вызывать неспецифический подъем устойчивости клеток.

В лаборатории В. Я. впервые была обнаружена «настройка» устойчивости водорослей — изменение уровня их теплоустойчивости в соответствии с температурой среды. В отличие от тепловой закалки, которая является реакцией на тепловое повреждение, тепловая настройка происходит в области неповреждающих температур.

Проведенное В. Я. исследование состояния протопласта растительных клеток зимой вызвало большой интерес специалистов по физиологии устойчивости растений.

Важнейшее значение для развития цитологии имеет цикл теоретических работ В. Я., посвященных проблеме авторегуляции клетки. Основная идея этого цикла, которую можно, по-существу, рассматривать и как руководящую идею всего научного творчества В. Я., заключается в утверждении, что цитолог всегда должен иметь в виду исследование поведения клетки как единой целостной системы, ибо только так могут быть поняты механизмы ее жизнедеятельности. В. Я. совершенно справедливо считает авторегуляцию клетки такой же основной ее характеристикой, как и авторепродукцию.

При анализе любого сложного явления всегда необходимо установить основ-

ные его составляющие, те элементы, которые определяют его место в общей системе родственных явлений. Если попытаться выделить основные составляющие такого явления, как сам Владимир Яковлевич Александров — ученый и человек, то вряд ли мы ошибемся, указав на две — поразительную ясность его мышления и воинствующую принципиальность его поведения.

Эти отличительные особенности В. Я. ярко проявляются в присущем ему даре афористического мышления. К сожалению, среди 100 опубликованных им работ нет той, которую можно было бы озаглавить «Непричесанные мысли биолога». Она составила бы существенный вклад в разработку проблем психологии и методологии научного творчества, хотя и в совершенно необычной форме.

Тематика афоризмов В. Я. весьма разнообразна. Среди них есть ряд мыслей, непосредственно относящихся к проблемам биологии: «Цитология — это тяжелая индустрия биологии», «Онтогенез появился в связи с тем, что организмы стали слишком сложными, чтобы рождать себе подобных», «Адаптивные признаки в эволюции создавались для удобства организма, вернее вида, без учета того, насколько удобно будет их систематизировать исследователю», «Организмы существуют не только благодаря внешним условиям, но и несмотря на внешние условия». И, наконец, нельзя не процитировать лозунг, который провозгласил В. Я. под впечатлением V Международного биохимического конгресса 1961 г.: «Товарищи цитологи! Давайте изучать клетку не только на молекулярном, но и на клеточном уровне!».

Другие афоризмы относятся не к биологическим проблемам, а к самим биологам. Здесь, например, мы найдем убийственную характеристику одного беспринципного деятеля биологии — «Родился в 1905 г., перородился в 1948 г., выродился в 1950 г.», о другом говорится: «Он не ждет милостей от природы, но и сам не берет их от нее».

Однако В. Я. не ограничивается разоблачением конкретных носителей приспособленчества в науке. Он выступает против этого явления в целом — «У многих наибольшей адаптивностью отличается совесть», «Когда человек руководствуется принципом „как бы чего не вышло", то обычно ничего и не выходит».

В этой же ненаписанной книге нашел бы место «Толковый словарь биологических терминов», составленный В. Я. в 1948—1950 гг., с такими, например, «словарными статьями»: «Амитоз — передовая форма деления клетки», «Митоз — реакционная форма деления клетки» и т. п.

Мы бы прочитали в этой книге мысли В. Я. о научном исследовании и ученых вообще: «Нет законченных исследований, есть конченые исследователи», «Каждая научная теория имеет свой период полураспада», «И в науке часто бомбят ложные аэродромы», «И среди ученых следует различать автотрофов и гетеротрофов», «Осознанное незнание лучше кажущегося знания». . .

Есть на страницах этой несуществующей книги и плоды размышлений В. Я. о человеке и о жизни: «Отвечать нужно если не перед своей совестью, то перед людьми», «Почти все свое время он был занят делами совершенно необходимыми, но абсолютно бесполезными», «Мало любить жизнь, нужно еще к ней хорошо относиться», «Глупость — это отклонение от нормы, не связанное с какими-либо неприятными субъективными ощущениями», «Угрызения совести — одна из форм обратной связи». . .

Того немногого, что мы смогли привести здесь, достаточно для того, чтобы осознать внутреннее единство всей афористики В. Я. Она объединена «одной, но пламенною страстью», страстью борьбы против всего низкого, подлого, ограниченного, того, что мешает науке, противоречит ее высоким идеалам.

Пожалуй, нам не нужно после этого говорить о конкретных перипетиях борьбы, которую всю свою жизнь ведет В. Я. Он не щадит своих сил в этой борьбе, хотя и прекрасно понимает, что «дезинсекция есть дезинсекция; можно рассчитывать при этом на уничтожение клопов, но глупо надеяться на появление новой мебели».

Как-то В. Я. говорил в кругу своих друзей — «Всякий принципиальный поступок снижает моральную энтропию в человеческой среде, беспринципный — ее увеличивает». О самом Владимире Яковлевиче Александрове можно с полным основанием сказать, что он активно борется против моральной энтропии, борется за честь и достоинство советской науки.

Д. В. Лебедев и *А. Г. Ломагин.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 VI 1966).

УДК 92 : 581.9/582 : 001.4

МИХАИЛ ВАСИЛЬЕВИЧ КЛОКОВ

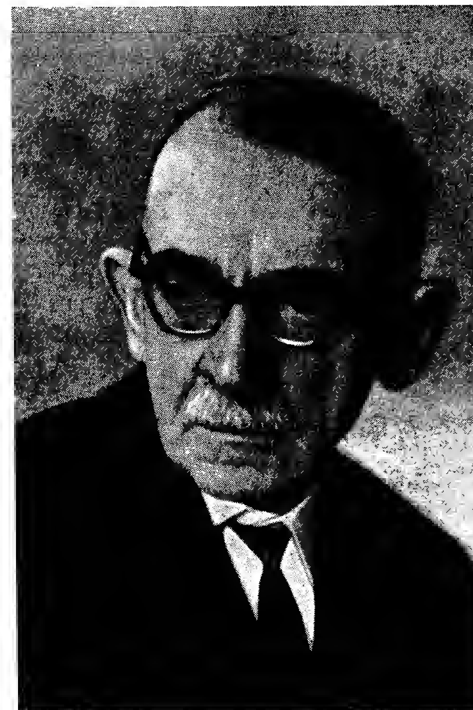
(К 70-летию со дня рождения и 50-летию научной и педагогической деятельности)

D. N. DOBROCHAYEVA AND B. V. ZAVERUKHA. MIKHAIL VASILIYEVICH KLOKOV. (FOR HIS 70th BIRTHDAY AND 50 YEARS OF SCIENTIFIC AND PEDAGOGICAL WORK)

12 августа 1966 года исполнилось 70 лет со дня рождения и 50 лет научной и педагогической деятельности доктора биологических наук, профессора, лауреата Государственной премии, старшего научного сотрудника Института ботаники АН УССР Михаила Васильевича Клокова. М. В. Клоков — один из наиболее известных ученых нашей страны в области флористики, систематики, ботанической географии, истории флоры и прежде всего флоры юга европейской части СССР.

Мы хотели бы свой краткий очерк о жизни и научной деятельности нашего учителя М. В., посвященный этой юбилейной дате, начать со слов его оппонентов, сказанных и зафиксированных в стенограмме почти 20 лет тому назад при защите М. В. докторской диссертации.

«Я хочу еще раз подчеркнуть, — говорил Е. М. Лавренко, — что с именем М. В. и его деятельностью связан особый и большой период в изучении флоры Украины. . . М. В. в течение последних 30 лет проделал огромную, чрезвычайно продуктивную работу по изучению этой флоры. Я должен сказать, что одним из основных, чрезвычайно ценных и важных достоинств работы М. В. является то, что он блестящий наблюдатель природы. К просмотру гербарного материала он обращается тогда, когда у него складывается впечатление о той или иной систематической единице при наблюдении ее в природе».



Такую же объективную оценку научной значимости работ М. В. дали С. В. Юзепчук, М. М. Ильин, Б. Н. Городков.

«. . . Клокову часто приписывают творчество „плохих", неощущаемых, реально несуществующих видов. Но тот, кто хорошо знаком с работами этого глубокого систематика и вдумчивого исследователя и кто отнесется со всем вниманием к его теоретическим соображениям, тот отдаст должное его заслугам в этой области», — говорил М. М. Ильин.

Известно, что М. В. описано около 500 новых для науки видов цветковых растений. У М. В. выделению и описанию той или другой таксономической единицы предшествует тщательный морфолого-географический анализ таксона более крупного ранга, к которому относится устанавливаемый им новый вид, ряд или секция. Обычно первоописание любого таксона он предваряет изучением десятков изготовленных им микро- и макропрепаратов для сравнения морфологии близлежащих в филогенетической системе единиц. Этому, очевидно, М. В. научили его предшественники В. М. Черняев и В. И. Талиев, которые также были превосходными наблюдателями живой природы и старательно обрабатывали собранные ими материалы. Сам М. В. называет их своими учителями.

Впрочем, любовь к природе у М. В. проснулась еще ранее, в юношеские годы, когда он экскурсировал, собирая гербарий, по степям и полям, лугам и лесам живописной украинской левобережной лесостепи со своим отцом В. Е. Клоковым — страстным любителем природы, много рассказавшим мальчику о ее красоте и тайнах.

Михаил Васильевич родился 12 августа 1896 г. на Украине, в Лебедине Харьковской губ., ныне Сумской обл., где в то время работали в школе народными учителями его отец и мать.

В 1914 г. М. В. закончил Купянскую мужскую гимназию и поступил в Харьковский университет на математическое отделение физико-математического факультета. В 1915 г. М. В. перешел на естественноисторическое отделение этого университета.

Флористической работой М. В. начал серьезно интересоваться еще в средней школе, а в мае 1915 г. по приглашению проф. В. И. Талиева принял участие в руководимой им Земской ботанической экспедиции по обследованию Харьковской губ. в качестве сотрудника с самостоятельным поручением обследовать Купянский уезд. В январе 1916 г. 19-летний М. В. печатает первую научную работу по материалам этого обследования. В последующие годы (1916—1920) М. В. проводит полевое ботаническое обследование б. Купянского и Изюмского уездов в качестве члена-соревнователя Общества испытателей природы при Харьковском университете.

В мае—июне 1917 г. М. В. работал также в заповеднике «Аскания Нова» в качестве и. о. ботаника, временно замещая известного степоведа К. М. Залесского. Он ведет здесь фенологические наблюдения над степной флорой, проводит общее геоботаническое обследование асканийских степей.

Впервые в «Аскания Нова» М. В. встретился с большим знатоком флоры южных степей И. К. Пачоским. В жизни М. В. и становлении его как флориста-систематика

эта встреча оставила глубокий след. Пачоский рассказывал М. В. о перспективах и методике ботанических исследований, заинтересовался первой находкой М. В. (в 1916 г.) и рекомендовал ее к описанию (это вид *Gypsophila stepposa* Klok.). Научное описание этого вида степной флоры появилось в 1921 г. Это был первый новый вид, описанный на территории УССР в советское время. Ныне он цитируется во всех региональных и общих «Флорах», охватывающих юг европейской части СССР.

Со времени работы в «Аскания Нова» М. В. начал серьезно интересоваться систематикой и взялся за критический пересмотр флоры степей, которой в дальнейшем уделял особенно много внимания.

В октябре 1922 г. по рекомендации факультета М. В. был принят в аспирантуру научно-исследовательской кафедры ботаники Харьковского института народного образования.

Аспирантуру он закончил в 1926 г. и был оставлен при кафедре в качестве научного сотрудника. С 1930 по 1941 г. М. В. заведовал Отделом систематики цветковых растений Научно-исследовательского института ботаники Харьковского университета (ХГУ). С 1938 г. состоял одновременно и профессором кафедры систематики ХГУ. В звании профессора он был утвержден в 1935 г., а в 1936 г. получил степень кандидата биологических наук без защиты диссертации.

Будучи аспирантом, а затем научным сотрудником кафедры, М. В. провел ряд геоботанических изысканий, главным образом по изучению растительности лугов, выполняя поручения различных хозяйственных организаций.

В дальнейшем М. В. больше всего работает в области систематики и ботанической географии, поддерживая тесный контакт с Ботаническим институтом АН СССР в Ленинграде. Он изучает флору УССР и всей европейской части СССР, совершает экспедиции по Дону и Волге, Крыму и Кавказу, исследует также флору Ленинградской и Новгородской областей. На Украине в те годы им обследован ряд степных районов от Одессы до Жданова и левобережные лесостепные районы. Монографически в масштабе всего Советского Союза М. В. изучал род тимьян *Thymus* L. Он опубликовал серию статей, описав много новых видов этого рода из Украины, Кавказа, Средней Азии, Западной Сибири.

В 1941—1944 гг. М. В. находился вместе с Харьковским университетом в эвакуации в г. Кзыл-Орде, где заведовал кафедрой ботаники Объединенного украинского (Киевского и Харьковского) университета, одновременно он занимался изучением местной флоры, в особенности полезных растений. В те годы им было предложено новое средство против дизентерии — местная полынь *Artemisia terrae albae* H. Krasch., получившая положительную оценку при клиническом испытании.

После реэвакуации, с октября 1944 г. по настоящее время, М. В. работает ст. научным сотрудником Института ботаники АН УССР в г. Киеве.

Еще к 1941 г. М. В. закончил большую работу «Флора песков европейской части Советского Союза», которую собирался в 1941 г. представить к защите в качестве докторской диссертации. Однако эта рукопись погибла во время войны, и докторская диссертация им была защищена уже в 1947 г. на другую тему — «Эндемизм украинской флоры».

Все послевоенные годы М. В. занимался критическим изучением украинской флоры как один из основных авторов и редакторов академического издания «Флора УССР» и первого издания (1950) «Определителя растений УССР». Здесь им обработаны такие крупные семейства, как *Gramineae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Euphorbiaceae*, *Violaceae*, *Labiatae*, *Plumbaginaceae*, *Rubiaceae*, а также целый ряд больших родов из других семейств — *Crataegus*, *Rubus*, *Artemisia*, *Cirsium*, *Carduus*, *Leontodon*, *Tragopogon*, *Jurinea* и многие другие, по которым М. В. стал одним из ведущих специалистов в СССР.

Всего М. В. обработано в упомянутых изданиях 12 семейств, 187 родов и более 1100 видов, из которых свыше 300 видов впервые установлены им на украинской земле как новые для науки.

Среди видов М. В. Клокова есть целый ряд впервые им открытых. К ним относятся, например, *Achillea glaberrima* Klok., *Asperula affrena* Klok., *Capsella orientalis* Klok., *Gypsophila stepposa* Klok., *Onosma graniticola* Klok.

Другая часть видов Клокова выделена им из ранее известных сборных видов старых авторов. Среди них есть трудноотличимые, требующие большого внимания при их определении, и есть легкоотличимые. Последние скорее находили всеобщее признание на страницах союзных и европейских флор и прочно вошли во все флористические индексы мира. К ним можно отнести такие, как *Betula borysthenica* Klok., *Centaurea carbonata* Klok., *C. tanaitica* Klok., *Gladiolus apterus* Klok., *Onosma polychronum* Klok., *Thymus dimorphus* Klok. и многие другие.

Следует отметить, что М. В. в своей флористико-систематической работе вышел за пределы Украины. Им обработаны различные группы растений во всесоюзном масштабе для «Флоры СССР»: подрод *Melanium* Kupffer рода *Viola* L., род *Thymus* L., крупнейшая секция *Cynanchica* DC. рода *Asperula* L. и три подрода — *Acrolophus* (Cass.) Dobrocz., *Heterolophus* (Cass.) Dobrocz. и *Phalolepis* (Cass.) Dobrocz. сборного рода *Centaurea* L.

Он постоянно выступал с критическим анализом многих других родов и сборных видов на страницах «Ботанических материалов гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР», ботанических журналов АН СССР и АН УССР.

Одновременно М. В. занимается также разработкой теоретических и методологических вопросов, относящихся к истории флоры и эволюции растений.

В этом плане особенно интересна его оригинальная работа «Основные этапы развития равнинной флоры европейской части СССР», опубликованная в «Материалах по истории флоры и растительности СССР» (1962).

М. В. с особой силой здесь говорит о необходимости активного использования собственных флористических данных для воссоздания истории флоры. Опираясь на бесчисленное множество таких данных, М. В. шаг за шагом на десятках убедительных примеров рисует основные этапы развития равнинной флоры европейской части СССР. История флоры, в концепции М. В., предстает как естественный ход событий, где нет места катастрофическому исчезновению целых флор и замене их пришлыми миграционными флорами. Автор сумел показать в современной флоре автохтонное ядро и проследить корни этого ядра в глубине геологических эпох. Современная флора является закономерным результатом ее исторического развития на месте, по крайней мере со второй половины миоцена, на фоне постепенно сменяющих друг друга зонально-региональных систем, относящихся к северной умеренной климатической зоне.

Ряд работ М. В. (типа небольших монографий и журнальных статей) посвящен вопросам расообразования и критике некоторых таксономических теорий. В них М. В. неоднократно подчеркивает разницу между таксономическим понятием «вид» как логическим орудием нашего познания живой природы и основным типологическим понятием «географическая раса», отнесенным непосредственно к явлениям дифференциации в живой природе. Известно, что это положение непосредственно вытекает из учения Ламарка и Дарвина о виде.

Построение теории биологических отдельностей как элементов дифференциации должно явиться задачей особой биологической дисциплины, для которой М. В. Клоков еще в 1947 г. применительно к растениям предложил название «фитоэйдология».

«Географическая раса, — говорит М. В., — живет и развивается по своим законам, ее строение сложно, но, несмотря на внутреннюю сложность и противоречивость, она есть альфа и омега дифференциации живой природы».

По глубокому убеждению М. В. можно четко определить два основных направления в развитии географических рас — адаптивный и аберративный. Географическая раса представляет некий конкретный синтез этих путей, и у конкретных рас преобладает то одна, то другая сторона этой двойственности. Несомненно и то, что географическая раса есть явление географическое и одновременно историческое и не может, в силу необратимости эволюции, вернуться в свое исходное состояние.

Последовательное применение типологического метода дает возможность классифицировать различия между расами, находящимися в непосредственной филогенетической связи между собою, т. е. в пределах «совидия» (понятие, установленное М. В.), и рассмотреть типические различия в более общем виде.

В плане учения о географической расе М. В. систематизировал все группы растений, с которыми ему приходилось работать, постоянно находя в этом обильном флористическом материале все новые и новые факты, подкрепляющие его теоретические взгляды.

Перу М. В. принадлежит свыше 120 научных работ, многие из которых посвящены разбору этих интересных теоретических вопросов. К достоинствам трудов М. В. следует отнести также их простой и легкий слог, четкость выражения мыслей.

На протяжении всей своей научной и педагогической деятельности М. В. много внимания уделяет воспитанию молодых научных кадров. Он охотно передает свои знания и опыт ученикам, всем, кто к нему обращается за консультацией. Умение и желание растить научную молодежь всегда было органической потребностью этого своеобразного и широкоэрудированного ученого-биолога.

Под его руководством закончили аспирантуру и ныне успешно ведут самостоятельную научную и педагогическую работу: И. Н. Литвиненко (г. Сумы), И. В. Артемчук (г. Черновцы), Ю. Н. Прокудин (г. Харьков) и вел ее Д. Н. Сакало (г. Мелитополь), недавно безвременно ушедший из жизни.

Учениками М. В. Клокова были закончившие аспирантуру в послевоенные годы в Институте ботаники АН УССР Д. Н. Доброчаева, Е. В. Миндерова, О. Н. Дубовик, Б. В. Заверуха. Его консультациями при написании диссертаций постоянно пользовались Е. Н. Кондратюк, Т. Я. Омельчук, Н. А. Минантулаев и многие другие, которые также по праву считают себя учениками М. В.

В заключение нам хочется сказать, что страстная любовь М. В. к своему предмету, к природе во всем ее величии и многообразии, обратила его и к искусству — он один из старейших украинских поэтов (литературный псевдоним — Михайло Доленго). Ему принадлежит много критических статей и литературоведческих работ, печатавшихся в 20—30-х годах, но нередко цитируемых специалистами и в настоящее время. С 1934 г. М. В. состоит членом Союза писателей СССР как поэт и критик.

Его перу принадлежит целый ряд сборников стихов: «Объективная лирика» (1922), «Голубая жалоба» и «Literae» (1923), «Узмень» (1926), «Под горячим небом» (1937), «Целебная трава» (1945), «Размышления» (1961), «Взросло на камне» (1964) и др.

Но даже в стихах «он всецело поглощен интересами науки, занят ею, думает о ней, — пишет Анатолий Макаров в своем большом обзоре творчества М. В. как поэта „Наука приходит в поэзию“ (журнал «Радуга», № 1, 1965: 167—172).—В этих стихах, — продолжает автор, — есть нечто знакомое, простое, взятое чувством от жизни зеленых деревьев, ветра и солнца. . . в них отблеск взволнованного и восторженного мировосприятия М. Доленго. . . что-то значительное, великое видит поэт в растении. . .»

Слова Гете («Метаморфозы животных») —

«Вечно исследуй и сравнивай.
Истина это — не грезы.
В этом уверенность ныне
дает тебе муза» —

можно спокойно поставить эпиграфом к научному и поэтическому творчеству М. В. Клокова-Доленго.

Пожелаем же Михаилу Васильевичу долгих лет доброго здоровья и дальнейшей плодотворной научной и педагогической деятельности на благо нашей науки и всего советского народа.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ М. В. КЛОКОВА[1]

1934

Чебрецы Крыма. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. I. Флора и систематика, 2, Ленинград : 275—294.

1936

(Совместно с И. Г. Зозом). Род *Diplachne* Beauv. Флора УРСР, Визначник, 1 : 167—169.

1940

(Совместно с И. Г. Зозом). Диагноз нового вида *Agropyrum cretaceum* Klok. Флора УРСР, II, Киев : 331—332.

1949

Diagnoses plantarum novarum №№ 20—29. Флора СССР, XIV, М.—Л. : 683—689.

1950

(Рецензия). С. С. Станков, В. И. Талиев: Определитель высших растений европейской части СССР. Бот. журн. АН УРСР, VII, 4 : 105—107.

1952

Родина Гречкові *Polygonaceae* Lindl. Флора УРСР, IV, Киев : 190—259.

Родина Гвоздичні *Caryophyllaceae* Juss. Флора УРСР, IV, Киев : 421—649.

Діагнози нових видів рослин, описаних у IV томі Флори УРСР, №№ 2—20. Флора УРСР, IV, Киев : 650—660.

(Совместно с Е. Д. Висюлиной). Короткий визначник вищих рослин УРСР. Посібник для середньої школи. Друге, доповн. й виправл. видання, Киев : 1—492.

1953

Рід Мак — *Papaver*. Флора УРСР, V, Киев : 166—168, 170—180.

Діагнози нових видів рослин, описаних в V томі Флори УРСР, №№ 2—5. Флора УРСР, V : 502—505.

Заметка о некоторых критических видах лядвенца. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XV, Л. : 145—149.

О некоторых украинских астрагалах. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XV, Л. : 150—154.

Новые виды рода *Onosma* L. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XV, Л. : 229—247.

1954

Описание вида *Teucrium praemontanum* Klok. Флора СССР, XX, Л. : 66—67.

Diagnoses plantarum novarum, № 3, Флора СССР, XX, Л. : 506—507.

Род Тимьян — *Thymus* L. Флора СССР, XX, Л. : 470—591.

(Совместно с Е. Г. Победимовой). Diagnoses plantarum novarum, № 28. Флора СССР, XX, Л. : 662—663.

Новые виды рода *Thymus* L. в СССР. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XVI, Л. : 293—318.

Новый вид глухой крапивы. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XVI, Л. : 319—329.

Новые украинские сложноцветные. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XVI, Л. : 354—363.

Рід Глід — *Crataegus* L. Флора УРСР, VI, Киев : 49—79.

Рід Ожина, Малина — *Rubus* L. Флора УРСР, VI, Киев : 81—94.

Рід Манжетка, Приворотень — *Alchemilla* L. Рід Миршавиця — *Aphanes* L. Флора УРСР, VI, Киев : 574—580.

[1] В список не включены работы, описанные в библиографическом словаре С. Ю. Липшица «Русские ботаники», т. IV, М., 1952 : 201—203.

1955

Евразиатские виды рода *Polemonium* L. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XVII, Л. : 273—323.

Diagnoses plantatum novarum, № 17, Флора СССР, XXII, Л. : 818.

Родина Молочайні — *Euphorbiaceae*. Флора УРСР, VII, Киев : 114—176.

Родина Фіалкові — *Violaceae* Juss. Флора УРСР, VII, Киев : 377—382.

Родина Плакунові — *Lythraceae* Lindl. Флора УРСР, VII, Киев : 395—410.

Діагнози нових видів. Флора УРСР, VII, Киев : 628—636.

1956

Основні етапи історичного розвитку рослинного світу (Лекція для студентів-заочників географічних та природничих факультетів педагогічних інститутів). Киев. «Радяньска школа» : 1—84.

1957

Конспект рода *Melittis* L. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XVIII, Л. : 187—217.

Степные виды ясменника. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XVIII, Л. : 225—230.

Родина Кермекові — *Plumbaginaceae* Lindl. Флора УРСР, VIII, Киев : 128—180.

(Совместно с Д. Н. Доброчаевой). Рід Громовик — *Onosma* L. Флора УРСР, VIII, Киев : 351—377.

Діагнози нових видів рослин, описаних у VIII томі Флори УРСР, № 2—6. Флора УРСР, VIII : 521—528.

1958

Род Ясменник — *Asperula* L., секция *Cynanchica* DC. Флора СССР, XXIII : 198—205 (ключ), 218—265 (описания).

Diagnoses plantarum, №№ 17—50. Флора СССР, XXIII, Л. : 694—708.

1959

О бересклете европейском флоры СССР. Бот. мат. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XIX, Л. : 274—314.

1960

Учение Чарльза Дарвина о биологическом виде и современная таксономия. Краткое изложение содержания доклада на пятом совещании по филогении растений. Проблемы филогении и филогенеза, Л. : 30—31.

О днепровских и некоторых других видах рода *Corispermum* L. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XX, Л. : 90—136.

Родина Губоцвіті — *Labiatae* Juss. Флора УРСР, IX, Киев : 5—364.

Діагнози нових видів рослин, описаних в IX томі «Флори УРСР», №№ 1—38, Флора УРСР, IX, Киев : 637—669.

Критичне вивчення вищих рослин флори Української РСР та його методологічні основи. Україньск. бот. журн., XVIII, 5 : 103—112.

Новые украинские мотыльковые. Бот. матер. Герб. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, XXI, Л. : 233—242.

Родина Маренові — *Rubiaceae*. Флора УРСР, X, Киев : 90—249.

Діагнози нових видів рослин, описаних в X томі «Флори УРСР», №№ 3—35. Флора УРСР, X, Киев : 454—475.

1962

Рід Полин — *Artemisia* L. Флора УРСР, XI, Киев : 307—348.

Рід Однокасник — *Carlina*. Флора УРСР, XI, Киев : 419—431.

Рід Лопух — *Arctium* L. Там же : 431—443.

Рід Юринея — *Jurinea* Cass. Там же : 450—494.

Рід Будяк — *Carduus* L. Там же : 494—520.

Рід Пікномон — *Picnomon* Adans. Там же : 520—522.

Рід Ляміра — *Lamyra* Cass. Там же : 522—525.

Рід Осот — *Cirsium* L. Там же : 525—548.

Рід Татарник — *Onopordon* L. Там же : 551—552.

Діагнози нових видів рослин, описаних в XI томі «Флори УРСР», №№ 2—31. Флора УРСР, XI, Киев : 553—572.

Род Василек — *Centaurea* L. подрод *Heterolophus* (Cass.) Dobrocz. Флора СССР, XXVIII, М.—Л. : 463—472.

Подроды *Acrolophus* (Cass.) Dobrocz., *Phalopepis* (Cass.) Dobrocz. Флора СССР, XXVIII, М.—Л. : 512—560.

Diagnoses plantarum novarum, №№ 35—36, 38—47. Флора СССР, XXVIII, М.—Л. : 614—620.

1964

Основные этапы развития равнинной флоры европейской части СССР. Матер. по истории флоры и растит. СССР, IV, М.—Л. : 376—406.

1965

Рід Серпій — *Serratula*. Флора УРСР, XII. Киев : 8—23.
Рід Любочки — *Leontodon*. Там же : 197—211.
Рід Козельці — *Tragopogon*. Там же : 217—243.
Рід Хондрила — *Chondrilla*. Там же : 270—271.
Рід Латук — *Lactuca*. Там же : 299—312.
Рід Міцеліс — *Mycelis*. Там же : 317—318.
Рід Скереда — *Crepis*. Там же : 318—339.

Рід Баркгаузія — *Barkhausia*. Там же : 340—345.
Діагнози нових видів, описаних в XII томі «Флори УРСР», №№ 2—18, Флора УРСР, XII, Киев : 561—570.

1966

Семейство Синюховые — *Polemoniaceae*. Флора Мурманской области, V, М.—Л. : 52—58.

Д. Н. Доброчаева и *Б. В. Заверуха.*

Институт ботаники
Академии наук УССР,
г. Киев.

(Получено 23 VI 1966).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК (063) : 371.214 : 58

ОБСУЖДЕНИЕ ПРОЕКТА ПРОГРАММЫ ПО БОТАНИКЕ ДЛЯ СРЕДНЕЙ ШКОЛЫ, СОСТАВЛЕННОГО ВСЕСОЮЗНЫМ БОТАНИЧЕСКИМ ОБЩЕСТВОМ

A. P. BELAVSKAYA. A DISCUSSION ON THE DRAFT SYLLABUS OF BOTANY FOR SECONDARY SCHOOLS COMPILED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE USSR

Работа по составлению и обсуждению новой программы по ботанике для средней школы проводилась научно-педагогической секцией ВБО в течение 1965 г. Первый проект программы, составленный Н. М. Верзилиным, обсуждался на заседании бюро секции при участии ряда сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (28 II). Проект Верзилина подвергся значительной критике, после чего была избрана специальная комиссия из 8 человек (Ф. Х. Бахтеев, А. Е. Васильев, Н. М. Верзилин, М. М. Голлербах, Г. Б. Гортинский, О. В. Заленский, А. М. Семенова-Тян-Шанская, С. Я. Соколов) для переработки проекта. На первом заседании этой комиссии (I III) был заслушан исправленный вариант проекта программы Верзилина, но комиссия не была удовлетворена внесенными исправлениями и поручила Н. М. Верзилину и С. Я. Соколову составить совместно другой проект. Рабочий проект программы был составлен, однако, одним Соколовым. Его проект явился предметом обсуждения на 2-м заседании комиссии (13 III). Все члены комиссии нашли этот проект удовлетворительным. Однако методисты Ленинградского педагогического института им. А. И. Герцена (П. И. Боровицкий и др.), рассмотрев вариант программы Соколова, нашли его слишком сложным для средней школы. Ряд замечаний по проекту был сделан педагогом-методистом Смольнинского РОНО Н. Б. Сидоровой. После этого на основании двух вариантов проекта программы (Верзилина и Соколова) был составлен единый проект, принятый на заседании бюро секции за подписью двух авторов: Н. М. Верзилина и С. Я. Соколова. Далее проект программы был рассмотрен на заседании президиума ВБО (17 V), на котором было принято решение в основном его принять, но раздел «Растительные сообщества» переработать. С этой целью 18 V было проведено заседание рабочей группы (Бахтеев, Верзилин, Короткова, Соколов), а 20 V — специальной комиссии (Верзилин, Голлербах, Заленский, Короткова, Корсунская). 25 V проект был рассмотрен на заседании научно-педагогической секции ВБО.

Наряду с этим проект новой школьной программы был разослан от имени Всесоюзного ботанического общества всем членам предметной комиссии, а также по всем отделениям ВБО и на многие кафедры ботаники университетов и педвузов. Научная общественность страны живо откликнулась на этот наболевший вопрос, и в адрес ВБО поступили многочисленные отзывы.

Почти все ботаники, принявшие участие в составлении отзывов, приветствуют появление новой программы и в основном ее одобряют.[1]

По мнению проф. Э. А. Штина (г. Киров), несомненным преимуществом новой программы является то, что она наконец-то составлена квалифицированными ботаниками. Штина считает, что программа достаточно логична и конкретна. Удачное расположение тем, способствующее развитию у учащихся диалектико-материалистического мировоззрения, отмечено в целом ряде отзывов (методисты Красноярского пединститута, ботаники Кировского и Новосибирского отделений ВБО). Многие ботаники (из Ярославля, Кирова, Кишинева и др.) одобряют введение новых тем и в первую очередь темы «Растительный покров СССР». Ученые Киева (профессора А. Л. Лыпа, А. И. Соколовский и др.) горячо приветствуют освобождение программы от излишней агрономизации. Преимуществом нового проекта является и расширение объема экскурсий и лабораторных работ (Грузинское отделение ВБО). Весьма важным моментом, по мне-

[1] Исключение составляет только один резко негативный отзыв (Харьковский университет, доцент Фалькензон), автор которого считает, что программа не претерпела коренных изменений, и комиссия ВБО, следовательно, не выполнила свою миссию.

нию методистов Красноярского пединститута, является указание в объяснительной записке на необходимость значительной свободы у учителя в отношении изучаемого материала.

В то же время во многих отзывах отмечаются и недостатки новой программы общего порядка, причем эти отзывы подчас диаметрально противоположны вышеуказанным положительным отзывам.

Так, в ряде отзывов (Красноярский пединститут, Киевский университет, Ярославское отделение ВБО) отмечено, что в программе отсутствует эстетическое воспитание; она не способствует развитию диалектико-материалистического мировоззрения, чувства национальной гордости и любви к природе. Устранение излишней агрономизации программы привело к другой крайности — к полному отрыву ее от практики сельского хозяйства (Новосибирское отделение ВБО, Киевский университет, Красноярский пединститут). В ряде случаев программа очень сложна и перегружена (Кировское отделение ВБО, В. П. Кушниренко из Кургана). По мнению грузинских ботаников, она мало чем отличается от вузовской. В V классе заметны чрезмерное увлечение физиологией и тенденцией к крупным обобщениям (тема «Растение — целостный организм»), хотя пятиклассники еще не способны к отвлеченному мышлению (Пермское отделение ВБО). Ботаники г. Кирова не уверены, будет ли в VI классе понятен материал по размножению мхов, папоротников и т. д. Они же считают, что такие понятия, как семейство, род и вид растений, слишком сложны для учеников VI класса.

Однако имеются и противоположные мнения о сложности и полноте программы. Так, ботаники Новосибирска (К. А. Соболевская, Т. Г. Попова и др.) находят, что материал в программе недостаточен, особенно по низшим растениям. В то же время значительная сложность программы V класса по сравнению с VI наводит на мысль о необходимости перестановки этих курсов. По мнению А. А. Прокофьева (Москва), написавшего рецензию по поручению акад. А. Л. Курсанова, в программе мало физиологии, в ущерб которой превалируют морфология и систематика. Однако в подавляющем большинстве случаев, наоборот, высказывается мысль о необходимости расширить раздел систематики, дав большее число семейств (А. Л. Лыпа, А. И. Соколовский — Киев, Т. Б. Вернандер — Москва, И. С. Виноградов — Нальчик). Ботаники г. Кирова настаивают на расширении программы; по их мнению, следует ввести в нее вопросы охраны природы, космической биологии, понятие о наследственности и изменчивости, раздел о лекарственных растениях и о введении в культуру дикорастущих растений. Большим недостатком программы является полное игнорирование имен таких выдающихся ботаников, как Линней, Дарвин, Тимирязев, Мичурин (Ярославское отделение ВБО).

Довольно оживленная дискуссия возникла вокруг вопроса о последовательности тем. Многие методисты (Ульяновский пединститут, Харьковский университет, Ярославский пединститут) считают, что нельзя принцип наличия живого материала ставить во главу угла в ущерб логике, начиная курс с «Цветка». Многие рецензенты (В. П. Клиросова — Кировское отделение ВБО, Р. Е. Левина — Ульяновский пединститут) убеждены, что тема «Плод и семя» должна следовать сразу за «Цветком». Тема «Клетка» должна быть, по мнению одних (В. П. Клиросова), перед темой «Корень», по мнению же других (Р. Е. Левина), — предшествовать изучению вегетативных органов растения. На взгляд новосибирских ботаников (К. А. Соболевская и др.) «Клетку» надо давать вообще после прохождения всех органов. В. В. Благовещенский (Ульяновский пединститут) предлагает ввести особую тему «Размножение растений». В. П. Кушниренко (г. Курган) пишет о бессистемном расположении тем в проекте программы. М. В. Марков (г. Казань) призывает увеличить число экскурсий и занятий в природе, так как только таким путем можно привить детям любовь к природе.

Многие замечания рецензентов касаются лабораторных работ и работ на пришкольном участке. В связи с расширением в новой программе объема лабораторных работ у многих ботаников возникает вполне справедливое требование — улучшить обеспечение школ лабораторным оборудованием, так как при имеющемся во многих школах оборудовании большинство предлагаемых работ невыполнимо. Весьма желательно также составление хороших школьных таблиц для определения растений, которые должны быть в каждом кабинете биологии. Значительную помощь учителю дал бы список рекомендуемой научно-популярной литературы, приложенный к программе, а также красочные наглядные альбомы. Многие экскурсии, указанные в программе, совершенно нереальны в сельской местности, где нет краеведческих музеев, эпидемиологических станций и пр. (Пермское отделение ВБО, Кировское отделение ВБО, Ульяновский пединститут).

Р. Е. Левина (г. Ульяновск) отмечает, что в программе плохо показана роль пришкольного участка. Ботаники из Кирова предлагают сохранить именно это название участка (а не «школьный ботанический»), так как он может быть использован для работ и по другим биологическим дисциплинам.

В конце программы V класса надо дать, по мнению большинства рецензентов, раздел «Летние задания».

Т. С. Гейдеман (г. Кишинев) предлагает составить по ботанике новые региональные учебники.

Отходя уже от вопросов самой программы, многие рецензенты акцентируют свое внимание на том, что ботанику следовало бы из V—VI классов перенести в VI—VII классы, как предмет более сложный по сравнению с зоологией.

Конкретные меры для улучшения преподавания ботаники в средней школе предлагает Н. С. Камышев (Воронежский университет): а) сделать новую программу по ботанике научной; желательно как можно скорее реализовать проект программы, предложенный ВБО; б) составить в соответствии с новой программой учебник по ботанике для средней школы; в) оснастить все школы необходимым оборудованием (микроскоп, лупы, таблицы, модели); г) организовать специальные магазины по продаже школьного оборудования; д) ввести экзамен по ботанике при окончании средней школы, а также вступительный экзамен по биологии для поступающих на естественные факультеты вузов.

Ознакомившись со всем имевшимся в ее распоряжении материалом, научно-педагогическая секция в ноябре 1965 г. представила на рассмотрение президиума ВБО окончательный вариант проекта программы по ботанике для средней школы. Он был принят с некоторыми дополнениями и изменениями и направлен в Академию педагогических наук РСФСР.

На основании полученных замечаний научно-педагогическая секция вновь переработала проект программы, который после этого был утвержден на заседании Президиума ВБО (ноябрь 1965) и на Ученом совете Ботанического института им. В. Л. Комарова (в начале 1966 г.). Принятый проект он имени Всесоюзного ботанического общества и Ботанического института был направлен в Отделение биологических наук АН СССР. На собрании Отделения с докладом о новом проекте программы выступил чл.-корр. АН СССР Е. М. Лавренко. Собрание постановило одобрить новый проект школьной программы по ботанике, после чего от имени Отделения биологических наук он был отослан в Межведомственную постоянную предметную комиссию при Академии педагогических наук АН СССР.

Секретарь научно-педагогической секции ВБО
А. П. Белавская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 IV 1966).

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ